
EST 1887
B.LOGIN & SON
MEDICAL
PERIODICALS
AND BOOKS
BLS
29 EAST 21ST ST
NEW YORK

ANATOMISCHE HEFTE.

ERSTE ABTEILUNG:

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

XXVIII/XXX. HEFT (IX. BD.).

ANATOMISCHE HEFTE.

REFERATE UND BEITRÄGE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL, Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN. UND **R. BONNET,** O. Ö. PROF. DER ANATOMIE IN GREIFSWALD.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

XXVIII/XXX. HEFT (IX. Bd.).

MIT 35 TAFELN UND 2 ABBILDUNGEN IM TEXT.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1897.

FESTSCHRIFT

ZUM

FÜNFUNDZWANZIGJÄHRIGEN PROFESSORENJUBILÄUM

DES

HERRN PROF. DR. FR. MERKEL IN GÖTTINGEN.

GEWIDMET VON:

D. BARFUTH, Rostock; R. BONNET, Greifswald; J. DISSE, Marburg; E. KALLIUS, Göttingen; M. MÄRTENS, Göttingen; K. REUTER, Hannover; F. REINKE, Rostock; A. VOSSIUS, Giessen; O. WOIT, Dorpat; R. ZANDER, Königsberg.

MIT 35 TAFELN UND 2 ABBILLUNGEN IM TEXT.

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1897.



Druck der kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz, Würzburg.

Inhaltsverzeichnis.

BEITRÄGE

ZUR

KENNTNIS DER HAUTNERVEN DES KOPFES.

VON

RICHARD ZANDER
IN KÖNIGSBERG I. PR.

Mit 60 Figuren auf den Tafeln I/X.

Von den Verbreitungsbezirken der einzelnen Hautnerven besitzen wir keine ausreichenden anatomischen Kenntnisse. Die Abbildungen, die viele anatomische, physiologische und klinische Handbücher der neueren Zeit von den Verbreitungsbezirken der Hautnerven geben, stimmen unter einander nicht genau überein. Sie decken sich auch nicht mit den Ergebnissen der klinischen Untersuchungen bei Störungen der Hautsensibilität, wie jedermann weiss, der Veranlassung hatte, derartige Prüfungen auszuführen. Es sind Schemata, die zum kleinsten Teil wohl nur auf klinische Beobachtungen sich gründen, im wesentlichen nach anatomischen Präparaten entworfen sind.

Die allgemein übliche Art, die Hautnerven zu präpariren, indem man die Haut abträgt und die Nerven im Unterhautbindegewebe freilegt, giebt aber nicht die Möglichkeit, den eigentlichen Verbreitungsbezirk eines Nerven innerhalb der Haut festzustellen. Die Nerven werden bei dem Übertritt aus dem subkutanen Bindegewebe in die Lederhaut durchtrennt und man erfährt an diesen Präparaten nichts über den Verlauf und die Endigung der Nerven im Corium und in der Epidermis. Mithin können solche Präparate nicht als Unterlage für Abbildungen der Verbreitungsbezirke der Hautnerven dienen.

Wenn man dagegen die Hautnerven in der Weise präpariert, dass man die Haut mit den darunter liegenden, die Nerven enthaltenden Weichteilen ablöst und von den Nervenstämmen aus

die Verästelungen der Nerven zur Peripherie hin verfolgt[1]), so gelingt es die Nerven mehr oder weniger weit in der Lederhaut freizulegen und ihren Eintritt in die Epidermis darzustellen.

Ich selbst habe diese Methode zum erstenmale im Jahre 1883 bei der Untersuchung der Nerven des Handrückens[2]) angewandt und schon damals mittelst derselben die doppelte bezw. mehrfache Innervation gewisser Bezirke der Haut des Handrückens gefunden[3]).

In der Überzeugung, dass dieser Beobachtung eine allgemeinere Bedeutung zukäme, weil sie die merkwürdige Thatsache erklärte, warum nach Kontinuitätstrennung sensibler Nerven so häufig das klinische Bild sich nicht mit dem aus den anatomischen Angaben konstruierten deckt[4]), wurde ich bestärkt durch die po-

1) Diese Art der Präparation ist nicht neu. In Henles Handbuch der Nervenlehre (I. Aufl. 1871) sind die Hautnerven des Arms und des Oberschenkels auf der abgelösten Haut dargestellt.

2) R. Zander, Die frühesten Stadien der Nagelentwickelung und ihre Beziehungen zu den Digitalnerven. Archiv für Anatomie und Physiologie 1884. Anatomische Abteilung pag. 103—144.

3) Über diese Beobachtung habe ich im Oktober 1883 im biologischen Verein zu Königsberg i. Pr. berichtet und dieselbe durch eine Reihe von Zeichnungen erläutert. Eine kurze Mitteilung hierüber habe ich erst 1889 (R. Zander, Über die sensibeln Nerven auf der Rückenfläche der Hand bei Säugetieren und beim Menschen. Anatomischer Anzeiger, IV. Jahrgang, 1889, pag. 751—759 und 775—785) gemacht, bestimmt durch die Veröffentlichungen von H. St. John Brooks (On the Distribution of the Cutaneous Nerves on the Dorsum of the Human Hand. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie, Bd. V, 1888, pag. 297—306) und E. Hédon (Étude critique sur l'innervation de la face dorsale de la main. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie, Bd. VI, 1889, pag. 141—157), die zu ähnlichen Ergebnissen wie ich gekommen waren.

4) Ich habe dies betont in zwei Vorträgen im Verein für wissenschaftliche Heilkunde zu Königsberg i. Pr. am 9. Dezember 1889 (Über die Nerven des Handrückens und über ihre Bedeutung für die Diagnose von Verletzungen der Armnerven. Berliner klinische Wochenschrift, 1890, Nr. 8) und am 6. Januar 1896 (Anatomisches über Trigeminusneuralgien. Sitzungsberichte des Vereins für wissenschaftliche Heilkunde zu Königsberg i. Pr. und im Auszuge in der deutschen medizinischen Wochenschrift, Vereinsbeilage 22, August 1896).

sitiven Ergebnisse der Untersuchung anderer Hautstellen.

Meine Beobachtungen lieferten zugleich eine Bestätigung älterer und jüngerer Experimentaluntersuchungen, die ergeben hatten, dass gewisse Hautbezirke von mehreren sensibeln Nerven innerviert werden.

So hatte Türck[1]) durch Durchschneidung der einzelnen Rückenmarcksnervenpaare von Hunden gefunden, dass die Haut des Halses und Rumpfes immer nur von einem, die Haut der Extremitäten dagegen von zwei bis drei Paaren innerviert wird.

Koschewnikoff[2]) durchschnitt Fröschen sämtliche Nervenwurzeln mit Ausnahme derjenigen, deren Verbreitungsbezirk untersucht werden sollte und bestimmte dann mit verschiedenen Reizen diejenige Stelle der Haut, deren Empfindlichkeit bewahrt blieb. Er fand an der Haut der hinteren Extremität zwar Stellen, die ausschliesslich von einer Wurzel versorgt werden, die meisten Stellen jedoch beziehen ihre Empfindungsnerven von zwei und einige sogar von drei Wurzeln.

Meyer[3]) erforschte mittelst Durchschneidung der Nervenstämme der hinteren Extremität von Fröschen und durch die

---

[1]) L. Türck, Vorläufige Ergebnisse von Experimentaluntersuchungen zur Ermittelung der Haut-Sensibilitätsbezirke der einzelnen Rückenmarks-Nervenpaare. Sitzungsberichte der Wiener Akademie. Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, 1856, XXI. Bd., pag 586—589 und L. Türck, Die Hautsensibilitätsbezirke der einzelnen Rückenmarksnervenpaare. Aus dem Nachlass von C. Wedl. Wien, 4°, 6 Tafeln, 1869 (citiert nach Henles Jahresbericht für 1869). Ich konnte diese Arbeit nicht auffinden und musste mich begnügen mit dem in der Österreichischen Zeitschrift für praktische Heilkunde, XV. Jahrgang, 1869, pag. 11 sich findenden Referat über C. Wedls Vortrag in der Wiener Akademie, Sitzung vom 23. Juli 1869 (in den Sitzungsberichten ist über eine Sitzung vom 23. Juli 1869 übrigens nichts berichtet).

[2]) A. Koschewnikoff, Über die Empfindungsnerven der hinteren Extremitäten beim Frosche. Archiv für Anatomie und Physiologie. Jahrgang 1868, pag. 326—353, 1 Tafel.

[3]) C. Meyer, Über die Nervenausbreitung in den hinteren Extremitäten. Zeitschrift für rationelle Medizin. III. Reihe, Bd. XXXV, 1869, pag. 164—184. 1 Tafel.

Verfolgung der degenerierten Nervenfasern in Haut und Muskeln die Verbreitungsbezirke der Hautnerven. In Übereinstimmung mit Koschewnikoff fand er, dass die meisten Regionen des Fusses ihre Empfindungsnerven von der 8. und 9. Wurzel zugleich erhalten.

Von Arloing und Tripier[1]) wurde gezeigt, dass bei Hunden und Katzen nach Durchschneidung eines Nervenstammes des Armes die Endzweige desselben noch ihre Sensibilität behalten können, so lange noch die beiden anderen Armnervenstämme oder auch nur einer unversehrt sind. Die Zehen bleiben für Schmerzeindrücke empfindlich, so lange noch einer der Digitalnerven unversehrt ist.

Vanlair[2]) wurde durch systematisch ausgeführte Durchschneidungen der Nn. ischiadicus, tibialis, peroneus und saphenus von Hunden zur Annahme geführt, dass jeder Hautnerv zwar einen bestimmten Hautbezirk ausschliesslich und allein mit sensibeln Fasern versorgt (domaine exclusif), dass aber dieser Bezirk von einer Zone umgeben ist, an deren Innervation sich auch andere Nerven beteiligen.

Pathologische Beobachtungen hatten zu dem nämlichen Resultat geführt.

Bruns[3]) hatte in einigen sorgfältig beobachteten Fällen von ausgiebiger Resektion des N. mentalis und Durchschneidungen des N. infraorbitalis die Hautsensibilität unmittelbar nach der Operation mehrmals leidlich erhalten gefunden und andererseits die verloren gegangene Berührungs-, Temperatur- und Schmerzempfindung nach wenigen Tagen wiederkehren sehen. Da die

---

1) Arloing et Tripier, Recherches sur la sensibilité des téguments et des nerfs de la main. Archives de physiologie normale et pathologique. Tome II, 1869, pag. 33—60 und 307—321.

2) C. Vanlair, Recherches critiques et expérimentales sur l'innervation indirect de la peau. Archives de biologie. Tome VII, 1887, pag. 433—536.

3) V. Bruns, Die chirurgische Pathologie und Therapie des Kau- und Geschmacks-Organs. I. Bd., 1859, pag. 846—857.

Regeneration der durchschnittenen Nerven in so kurzer Zeit natürlich nicht zu stande gekommen sein konnte[1]), so suchte er nach einer anderen Erklärung für diese merkwürdige Erscheinung. Neben anderen Möglichkeiten führt er auch an, dass physiologisch eine konkurrierende Versorgung der betreffenden Teile durch benachbarte Nerven stattfinden könnte, die unter Umständen einer erhöhten funktionellen Ausbildung fähig wäre und so vikariierend wirken könnte.

Diese Vermutung von Bruns wurde von Létiévant[2]) zu der Theorie von der vikariierenden Sensibilität (Sensibilité supplée) ausgebaut auf Grund der oben erwähnten Experimente von Arloing und Tripier und eines reichhaltigen Materials fremder und sorgfältiger eigener klinischer Beobachtungen von Nervenverletzungen des Menschen.

Auch Remak[3]) hält es nach seinen klinischen Erfahrungen für sicher, dass eine vikariierende Wirkung benachbarter Nerven für die Sensibilität existiert.

Dieser Auffassung haben sich die Neuropathologen und Physiologen wohl grösstenteils angeschlossen. Über die Art, wie diese vikariierende Wirkung zu stande kommt, auf welchen anatomischen Einrichtungen sie beruht, darüber freilich gingen und gehen die Ansichten sehr auseinander. Ich gehe auf diese Ansichten nicht weiter ein, da ich sie an anderer Stelle kritisch zu besprechen beabsichtige.

---

1) Ältere Beobachter wie Béclard, Paget, Nélaton hatten gemeint, dass die auffallend schnelle Wiederherstellung der Sensibilität nach Durchschneidung peripherischer Nerven des Menschen, die sie nach wenigen Tagen, ja selbst schon nach Stunden sahen, dadurch zu stande kommt, dass die durch Naht vereinigten Nervenenden per primam intentionem mit einander verheilen. Experimentelle und klinische Untersuchungen (Eulenburg und Landois u. a.) hatten die Unrichtigkeit dieser Erklärung ergeben. Ein durchschnittener Nerv verwächst niemals mit Erhaltenbleiben der Funktion.

2) Létiévant, Traité des sections nerveuses. Paris 1873.

3) E. Remak, Zur vicariirenden Function peripherer Nerven des Menschen. Berliner klinische Wochenschrift, XI. Jahrgang, 1874, Nr. 48, pag. 601 bis 604, Nr. 49, pag. 615—619.

Ein bestimmter Hautbezirk kann sensible Nervenfasern aus verschiedenen Quellen auf zwei Wegen beziehen:

1. Der Nerv, der in ihm seine Endverästelung findet, erhält durch Anastomosen Fasern von einem anderen Nerven.
2. Es treten zwei oder mehr Nerven in ihn ein und verästeln sich in ihm.

Für die erste Ansicht trat Henle[1]) ein. Aus einer Beobachtung von Richet[2]), in der nach Durchschneidung des N. medianus am unteren Ende des Unterarms der Sensibilitätsverlust gleich nach der Verwundung auf die beiden unteren Phalangen des Zeigefingers beschränkt war, schloss Henle, „dass die Finger ihre sensibeln Fasern nicht lediglich aus den Ästen empfangen, welche sich geraden Wegs zu ihnen erstrecken.“ „Wir werden“, fährt er fort, „dadurch auf die Bedeutsamkeit der fast konstanten Anastomose zwischen den Nn. medianus und ulnaris in der Hohlhand hingewiesen.“ Später erklärte Henle[3]): „Die Schnelligkeit, womit sich nach Verletzungen der Hand- und Fingernerven die Sensibilität in den anfangs anästhetischen Teilen wieder herstellt, macht es wahrscheinlich, dass in den Anastomosen der Nervenstämme und Zweige die Fasern sich gegenseitig austauschen, so dass jede Hautstelle ihre sensibeln Fasern aus verschiedenen Quellen bezieht.“

Nach Sappey[4]) stehen die vier Nerven eines Fingers unter einander durch feine meist mikroskopische Fäden in reichlichster Verbindung und zwar nicht nur die zwei volaren und die zwei

---

[1]) J. Henle, Handbuch der Nervenlehre des Menschen. I. Aufl., 1871, pag. 501; II. Aufl., 1879, pag. 551.

[2]) Richet, Gazette des hôpitaux, 1886, Octobre.

[3]) J. Henle, Grundriss der Anatomie des Menschen. II. Aufl., 1883, pag. 367; III. Aufl. herausgegeben von Fr. Merkel, 1888, pag. 413.

[4]) Ph. Sappey, Traité d'anatomie déscriptive. III. Edit., Tome III, 1877, pag. 468.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14

22 17 15 16

18 19 20 21

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Lith. u. Druck d. kgl. Univers. Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

dorsalen unter sich, sondern auch der dorsale und volare jeder Seite.

Schwalbe[1]) meinte, es erkläre diese Eigentümlichkeit die Beobachtungen von Arloing und Tripier, dass die Sensibilität der Finger erhalten bleibt, so lange einer der vier Fingernerven unversehrt ist.

Wenn es auch wohl keinem Zweifel unterliegen kann, dass durch die Anastomosen zwischen den Fingernerven ein Faseraustausch stattfindet, der jeder Hautstelle der Finger Nervenfasern aus verschiedenen Nervenstämmen zuführt, so ist es doch fraglich, ob diese Einrichtung überall da vorkommt, wo die Haut nachweislich sensible Nervenfasern verschiedener Herkunft besitzt. Zwischen den grösseren Nervenstämmen sind nur wenige konstant vorkommende Anastomosen bekannt, und, wo solche vorhanden sind, ist es meistens unsicher, ob die übertretenden Fasern in den Bahnen des Nerven bleiben oder sie wieder verlassen. Anatomisch ist dies zumeist nicht zu entscheiden. Beim Tier können das physiologische Experiment und die Degenerationsmethode über den Verlauf und die Endigung von übertretenden Nervenfasern wohl Klarheit schaffen, mit dem Zufall, dass dies beim Menschen der Fall sein könnte, kann natürlicherweise nicht gerechnet werden.

Die zweite Ansicht, dass zu einem umschriebenen Hautabschnitt zwei oder mehr Nerven treten, um in ihm in Endäste zu zerfallen, steht im Widerspruch mit der allgemein geltenden Annahme, dass jedem Hautnerven ein scharf abgegrenztes Endgebiet zukommt. Diese Annahme kommt zum Ausdruck in den Zeichnungen, die die Handbücher von den Hautterritorien geben: stets sind die einzelnen Hautnervengebiete durch scharfe Linien gegeneinander abgegrenzt.

Die einzige Ausnahme von dieser Regel sind die Figg. 220

---

[1]) G. Schwalbe, Lehrbuch der Neurologie, 1881, pag. 936.

bis 223 in Thanes Bearbeitung des peripherischen Nervensystems in der zehnten Auflage von Quains Elements of Anatomy[1]). In ihnen sind die Endgebiete der benachbarten Hautnerven nicht durch eine Linie von einander geschieden, sondern sie schieben sich ein wenig übereinander; ihre in verschiedenen Farben angegebenen Begrenzungslinien greifen auf das Gebiet der Nachbarnerven über. Durch diese Figuren will Thane, wie er in der Erklärung der Fig. 220 angiebt, zum Ausdruck bringen, dass längs der Grenze eines jeden Hautnervenbezirks eine Region vorhanden ist, die von beiden Nerven versorgt wird. Weiter bemerkt Thane alsdann, dass sowohl die Grösse der verschiedenen Bezirke als auch der Grad der Überlagerung nur als annähernd richtige Bilder der Durchschnittsbeschaffenheit anzusehen sind, weil es schwierig ist, die Ausdehnung des von einem Nervenzweig versorgten Hautbezirks anatomisch genau festzustellen und weil diese sehr grosse individuelle Verschiedenheiten zeigt.

Als ich vor einigen Wochen diese Abbildungen und die Erläuterungen Thanes zu ihnen ganz zufällig zu Gesicht bekam, war ich zunächst sehr deprimiert darüber, das bereits gedruckt zu sehen, was ich zuerst gefunden zu haben meinte. Bald aber überwog doch die Freude über die Bestätigung dessen, was ich mit so vieler Mühe und Geduld und Aufwand an Zeit als richtig erkannt hatte. In mehreren Mitteilungen in den hiesigen wissenschaftlichen Gesellschaften habe ich von den Fortschritten meiner Untersuchungen Kunde gegeben. Publiziert habe ich nur einige wenige dieser Mitteilungen, die ich für allgemein interessant hielt. Dagegen habe ich meine Beobachtungen eingehend verwertet in meiner noch nicht veröffentlichten Neu-

[1]) Quains, Elements of Anatomy, edited by E. A. Schäfer & G. S. Thane in three Volumes. Vol. III. Part. II. The Nerves by Prof. Thane. Tenth Edition. London 1895, pag. 339—343.

bearbeitung des peripherischen Nervensystems für das Handbuch der Anatomie, herausgegeben von K. von Bardeleben.

Wie weit die kurze Notiz und die schematischen Abbildungen Thanes durch anatomische Beobachtungen begründet sind, weiss ich nicht. Thane hat in Quains Elements of Anatomy keine näheren Angaben gemacht. Das Kapitel „Synopsis of the sensory distribution of the cerebro-spinal nerves", das durch die erwähnten Figuren illustriert wird, enthält nur die bekannten, auch in allen Handbüchern sich findenden Angaben über die Verbreitungsbezirke der Hautnerven. Von der doppelten Innervation der Grenzregionen ist weder hier, noch sonst irgendwo im Buche, ein Wort gesagt. Auch ist mir nicht bekannt, dass Thane an anderer Stelle über diesen Gegenstand eine eingehendere Mitteilung gemacht hat. Jedenfalls entsprechen die Schemata Thanes den Befunden bei meinen anatomischen Untersuchungen so wenig, dass ich sie nicht einmal als „annähernd richtige Bilder der Durchschnittsbeschaffenheit" anerkennen kann.

In der vorliegenden Arbeit werde ich nur über meine Beobachtungen an den Hautnerven des Kopfes sprechen. Wenn meine Untersuchungen auch die Hautnerven des ganzen Körpers betreffen, so habe ich doch bisher die Kopfnerven am eingehendsten studiert. Und sind auch diese Untersuchungen noch nicht als abgeschlossen zu betrachten, so sind sie meiner Meinung nach doch so weit gediehen, um zu zeigen, dass die alten Ansichten über die Hautinnervation als unrichtig aufzugeben sind. Um ganz allgemeingültig Richtiges an die Stelle des als unrichtig Erkannten zu setzen, dazu wird es freilich noch weiterer Untersuchungen bedürfen.

Untersuchungsmethode.

Wie ich eingangs bemerkte, ist es nicht möglich, über die Endverästelung der Nerven in der Haut ins Klare zu kommen, wenn man in der üblichen Weise präpariert, indem man die

Haut abträgt und die Nerven im Unterhautbindegewebe freilegt, denn das Unterhautbindegewebe enthält nur einen Teil der Nervenendigungen. Um den Verlauf und die Endigung der sensibeln Nerven in der Lederhaut und in der Epidermis kennen zu lernen, muss man die Nervenzweige von den Stämmen her in die innere Fläche der Haut hinein verfolgen. Dazu ist es nötig, die Haut mit den darunter gelegenen, die Nerven enthaltenden Weichteilen von den Knochen abzulösen.

Wenn ich die Hautnerven des Kopfes präparieren will, so gehe ich in folgender Weise vor.

Durch einen senkrecht vor der Ohrmuschel herabsteigenden, etwas unterhalb des Scheitels beginnenden Schnitt durchtrenne ich alle Weichteile auf der einen Seite des Kopfes bis auf den Knochen und löse dann mittelst eines Raspatoriums die gesamten Weichteile mit dem Periost von dem Schädel soweit, dass das Schädeldach in der üblichen Weise durch einen Horizontalschnitt abgesägt werden kann. Nach Entfernung des Gehirns lege ich das Ganglion semilunare [Gasseri] und die drei Äste des N. trigeminus in der Schädelhöhle frei. Darauf eröffne ich das Dach der Orbita, isoliere die Zweige des N. ophthalmicus und den N. zygomaticus und verfolge sie, event. die Knochenkanäle eröffnend, in die Haut hinein. Soll der Schädel nicht geopfert werden, so suche ich die Zweige des N. ophthalmicus und die Rami zygomatici beim Austritt aus der Orbita und den Knochenkanälen auf. Der N. infraorbitalis entsendet nicht selten seine Hautäste nicht sämtlich durch das Foramen infraorbitale sondern zum Teil durch andere inkonstante Öffnungen. Verfolgt man die Nervenbündel nicht durch den Knochen hindurch, so muss man beim Ablösen der Weichteile vom Gesichtsschädel sorgfältig auf solche isoliert austretenden Bündel achten. Die Hautzweige des N. mandibularis sind leicht beim Eintritt in die Weichteile aufzufinden. Mit der Haut und den Weichteilen des Kopfes lasse ich die der oberen Hälfte des Halses in Verbindung,

um die Nn. auricularis magnus, occipitalis minor, occipitalis major und den hinteren Ast des dritten Cervikalnerven vollständig im Präparat zu haben.

An jeden Nervenstumpf binde ich einen Faden, der zum Anspannen der Nerven bei der Präparation dient und verhindert, dass feinere Nervenbündelchen während der Präparation verloren gehen. Nur auf diese Weise kann man es erreichen, dass kein Nervenbündel bei der Präparation übersehen wird.

Da die Präparation eine lange Zeit in Anspruch nimmt, so muss das Objekt konserviert werden. Entweder benutze ich die Haut von Köpfen, die bereits in Alkohol gelegen hatten, oder ich erhärte die abgelösten Weichteile in Alkohol. Es hat dies den Vorteil, dass die Nerven widerstandsfähiger werden, leider aber auch den Nachteil, dass das Bindegewebe noch zäher wird, als es schon an und für sich ist. Die Lederhaut wird an den Präparaten so fest, dass es nicht leicht gelingt, die zarten Nervenfädchen zu isolieren. Diesen Übelstand habe ich bis zu einem gewissen Grade dadurch beseitigt, dass ich die in Alkohol erhärteten Präparate in verdünnte Essigsäure einlegte.

Wenn ich nur ein kleines Hautgebiet zu untersuchen beabsichtigte, so habe ich auch frische Präparate benutzt. An diesen ist die Präparation der gröberen Nerven leichter ausführbar als an konservierten. Die Isolierung der feinen Nervenfaserbündelchen aus dem Bindegewebsfilz der Lederhaut gelang aber zumeist so unvollkommen, dass ich auch hier die Behandlung mit Essigsäure zu Hilfe nehmen musste.

Die Konzentration der Essigsäure und die Einwirkungsdauer kann ich nicht allgemein festsetzen. Sie ist verschieden, wenn das Präparat frisch ist und wenn es in Alkohol erhärtet war und im letzten Falle wieder davon abhängig, ob starker oder schwacher Alkohol benutzt war. Das Bindegewebe älterer Individuen widersteht der Essigsäurewirkung länger als das jugendlicher.

In der Essigsäure quillt das Bindegewebe zunächst glasig auf und wird dann weich. Bei zu langer Einwirkung erweichen aber auch die Nerven. Das Präparat ist durch Auswaschen der Essigsäure, erneutes Erhärten in Alkohol und nachträgliche Essigsäurebehandlung zu retten.

Gegen das glasig gequollene Bindegewebe heben sich die weissen Nerven anfangs deutlich ab. Dieser Unterschied schwindet aber leider bald. Durch Betupfen der zu präparierenden Stelle mit Eisessig gelingt es bisweilen, die Nervenfädchen deutlicher zu machen. Versagt dies Mittel, so muss durch Wasser oder Spiritus die Essigsäure aus dem Präparat entfernt und die ganze Prozedur von Neuem begonnen werden.

Eine Unbequemlichkeit dieser Methode, die nicht verschwiegen werden soll, ist, dass die Schleimhäute des Präparierenden durch die Essigsäuredämpfe gereizt werden, besonders dann, wenn eine Lupe mit geringer Brennweite angewandt und das Gesicht dem Präparat sehr nahe gebracht werden muss. Seit kurzem benutze ich eine Westiensche binokulare Lupe (neuestes System), die für diese Untersuchungen ganz vortreffliche Dienste leistet. Die Frontlinsen dieser Lupe, die vermöge eines federnden Bügels am Kopfe befestigt wird, stehen 12,5 cm vom Präparat ab; es kann also mit den gewöhnlichen anatomischen Instrumenten — einer gut fassenden spitzen Pincette und ganz kleinen schmalen Skalpellen — gearbeitet werden; ausserdem machen sich die Essigsäuredämpfe nicht störend geltend.

Die Hautnerven sind beim Eintritt in die Haut meistens schon recht dünn. Ihre Verzweigungen innerhalb des Corium sind so fein, dass sie von einem scharfen Auge eben noch erkannt werden können, wenn sie vom Stamme aus angespannt werden. Das Spannen bewirke ich durch kleine Gewichte, die ich mittelst einer kleinen Klemme an dem mit dem Nerven verknüpften Faden befestige. Den Faden lege ich über einen hoch und niedrig verstellbaren horizontalen Stab und kann so den

Nerven in jeder Richtung spannen. Trotz ihrer Feinheit halten die Nervenfädchen einen verhältnismässig starken Zug aus. Durch das Anspannen wird nicht nur die Präparation erleichtert, sondern auch vermieden, dass man dem Nerven sich anlagernde oder ihn spitzwinklig kreuzende Gefässe weiter verfolgt.

Da dies trotz aller Aufmerksamkeit dennoch bisweilen vorkommt, wenn die Essigsäureeinwirkung zu lange währte, so habe ich, um Irrtümer auszuschliessen, durch mikroskopische Untersuchung stets kontrolliert, ob das präparierte Fädchen auch wirklich ein Nerv war. Um das Präparat nicht zu zerstören, wähle ich zur Untersuchung kleine Seitenzweige des fraglichen Fadens oder, falls die Isolierung nicht weiter möglich ist, das letzte Ende desselben.

Es empfiehlt sich, das Präparierte sofort durch Zeichnung zu fixieren, weil es unter Umständen Mühe macht, die feinen Fädchen aufzufinden, wenn die Arbeit unterbrochen war.

Um auf der Aussenfläche der Haut zu markieren, wie weit ein Nerv verfolgt ist, durchbohre ich an der fraglichen Stelle das Präparat mit einer sehr feinen Stecknadel, einer sog. Insektennadel.

Es ist nicht schwierig, in der geschilderten Weise die Verzweigungen eines Nerven eine erhebliche Strecke aus dem Bindegewebsfilz der Lederhaut zu isolieren und auch hie und da den Übertritt feinster Fädchen in die Epidermis zu konstatieren. Selbstverständlich aber kann man durch diese makroskopische oder unter Zuhilfenahme der Lupe ausgeführte Präparation nicht das wirkliche Ende der Hautnerven bestimmen. Die feinsten Fädchen, die ich zu isolieren vermochte, bestanden noch immer aus mehreren Nervenfasern; in den meisten Fällen erwiesen sich die Fädchen unter dem Mikroskop als ganz ansehnliche Bündel von 6 bis 20 Nervenfasern. Thatsächlich werden also die Nerven noch erheblich weiter verlaufen, bevor sie in ihre Endfibrillen

zerfallen. Gelingt es auch nicht, das ganze Endgebiet eines Hautnerven mit dieser Methode darzustellen, so kommt man doch erheblich weiter als mit der üblichen Methode, die nur die Bahnen der Stämme und groben Verzweigungen der Hautnerven in dem Unterhautbindegewebe aufdeckt, die gemeinhin noch gar keine Endzweige abgeben.

Meine Hauptaufgabe, die Hautstellen, die von zwei oder mehr Nerven mit Zweigen versorgt werden, festzustellen, war weit schwieriger zu lösen.

Entweder anastomosieren die letzten Verzweigungen zweier Nerven oder sie bleiben isoliert, überkreuzen einander und begeben sich in das Gebiet des andern Nerven, um hier in ihre Endäste zu zerfallen.

Im ersten Falle ist die Präparation verhältnismässig einfach. Man hat nur nötig, beide Nerven anzuspannen und von den gröberen Bündeln zu den feineren vorzuschreiten und erreicht leicht die Anastomose. Über den weiteren Verlauf der Nervenfasern kommt man nur dann ins Klare, wenn die Aneinanderlagerung der beiden Nervenfaserbündel nur eine kurze Strecke besteht, was nur selten der Fall ist. Ich konnte dann gelegentlich unter dem Mikroskop den weiteren Verlauf der auseinander tretenden Bündel verfolgen.

Im zweiten Fall, wenn die letzten Verzweigungen einander überkreuzen, präpariere ich abwechselnd die beiden Nerven, das Messer immer erst dann vorschiebend, wenn ich mich davon überzeugt habe, dass kein überkreuzendes Fädchen sich im Wege befindet. Natürlich gelingt es nicht, jedes feine Nervenfädchen zu erhalten, doch kann man meistens einen Teil derselben darstellen, wenn man durch Übung erst die nötige Geschicklichkeit erlangt hat. Eine grosse Geduldsprobe ist die Arbeit aber immer.

Als besonderen Vorteil der geschilderten Präparationsmethode möchte ich hervorheben, dass die Trennung von motorischen und

sensibeln Fasern in gemischten Nerven wie z. B. in denjenigen Verzweigungen des N. facialis, welche Fasern des N. auriculotemporalis enthalten, sehr leicht ausführbar ist. Alle motorischen Fasern bleiben in den Muskeln; die Fasern, die durch die Muskeln hindurchtreten oder an ihnen vorbeiziehen, und sich zur Haut begeben, sind sensibel.

Vermag die makroskopische anatomische Untersuchung, wie ich schon hervorhob, auch nicht, das Ende der Hautnerven darzustellen, so giebt sie doch einen Anhalt dafür, wo dieses Ende zu erwarten ist. Da im allgemeinen die Verästelung der Hautnerven eine spitzwinkelige ist, die Seitenzweige nur selten unter rechtem Winkel abgehen oder sich rückwärts wenden, so darf man wohl annehmen, dass der weitere Verlauf der Nerven die gleiche Richtung hat wie der präparierte Teil. Besteht das letzte präparierte Stück des Nerven aus wenigen Fasern, so ist man dem Ende des Nerven näher, als wenn der Nerv aus einer grösseren Anzahl von Fasern besteht. Sichere Resultate muss man auf andere Weise zu erreichen suchen. Vielleicht führt die Methode von Nussbaum, in geeigneter Weise angewandt, zum Ziel.

Um die Hautnerven sichtbar zu machen, empfahl Nussbaum[1]) im Jahre 1895 die Behandlung der Haut mit stark verdünnter Essigsäure und nachfolgende Schwärzung der Nerven mit 0,1%iger Überosmiumsäure. Die Essigsäure soll bewirken, dass die Haut von der Osmiumsäure nicht angegriffen werde und selbst nur mikroskopisch sichtbare Nerven und einzelne Nervenfasern sich tiefschwarz von dem fast weissen Untergrunde abheben. Aus einer liebenswürdigen privaten Mitteilung entnehme ich, dass Nussbaum diese Methode bei verschiedenen Tieren

[1]) M. Nussbaum, Über den Verlauf und die Endigung peripherer Nerven. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der IX. Versammlung in Basel 1895, pag. 26—30.

und bei menschlichen Embryonen mit Erfolg angewandt hat. An der Kopfhaut des erwachsenen Menschen gelang mir bisher die Schwärzung der Nerven nicht. Vielleicht ist die Kopfhaut wegen ihres Fettreichtums kein geeignetes Objekt.

Bis eine brauchbare anatomische Methode gefunden wird, dürften, meiner Meinung nach, Prüfungen der Sensibilität nach zufälligen oder operativen Kontinuitätstrennungen von Hautnerven des Menschen, die nicht die alten fehlerhaften Schemata zu Grunde legen, sondern unbefangen vorgenommen und mit guten Methoden ausgeführt werden, am ehesten Aussicht haben, die Lücken in den anatomischen Befunden auszufüllen.

Ich werde im folgenden mehrfach auf solche Sensibilitätsprüfungen zu sprechen kommen, die geeignet waren, meine anatomischen Beobachtungen zu ergänzen.

Zunächst möchte ich hinweisen auf die Bedeutung der Sensibilitätsprüfungen bei Personen, denen das Ganglion semilunare (Gasseri) exstirpiert wurde. Diese Operation wird in neuester Zeit ja häufiger ausgeführt. Die vollständige Ausschaltung des N. trigeminus wird völlige Anästhesie überall da zur Folge haben, wo der N. trigeminus der einzige Hautnerv ist, eine Abschwächung der Sensibilität da, wo die Haut noch von anderen Nerven innerviert wird.

Ich selbst bin noch nicht in die Lage gekommen, einen solchen Fall selbst zu prüfen. Es sind aber von F. Krause[1]) bei fünf Personen, denen er das Ganglion semilunare exstirpiert

[1]) Fedor Krause, Die Physiologie des Trigeminus nach Untersuchungen an Menschen, bei denen das Ganglion Gasseri entfernt worden ist. Münchener medizinische Wochenschrift, 1895, Nr. 25, 26, 27 und: Die Neuralgie des Trigeminus nebst der Anatomie und Physiologie des Nerven. 260 pag. 2 Tafeln und 50 Textabbildungen. Leipzig. F. C. W. Vogel, 1890, 8°.

hatte, Sensibilitätsprüfungen angestellt worden. Auf diese werde ich im folgenden wiederholt zurückkommen und aus ihnen Beweise für meine aus den anatomischen Untersuchungen gezogenen Folgerungen entnehmen. Um die Ergebnisse dieser Prüfungen bequem übersehen und mit einander vergleichen zu können, habe ich sie möglichst genau nach Krauses Darstellung bildlich dargestellt in den Figuren 1—14. Die schwarzen Stellen in den Figuren entsprechen denjenigen Hautgebieten, welche nach der Exstirpation des Ganglion semilunare vollständig unempfindlich waren. Grau gehalten sind die Partien mit abgeschwächter Sensibilität, und zwar bezeichnen das dunkelste Grau eine sehr starke Abschwächung, die drei helleren Nuancen dagegen die geringeren Grade der Abschwächung. Die Teile mit normaler Sensibilität sind weiss geblieben. Da die Befunde in denselben Kopfkontur eingetragen wurden, so kann die relative Grösse und Lage der verschieden empfindenden Bezirke direkt verglichen werden. Die Figuren 1—7 beziehen sich auf die Prüfung der Tastempfindung, die Figuren 8—14 auf die Prüfung der Schmerzempfindung[1]).

Bei der Deutung der Krause'schen Befunde ist darauf Rücksicht zu nehmen, dass nicht nur der ganze N. trigeminus durch die Operation ausgeschaltet wurde, sondern dass auch Cervikalnervenzweige durch den Weichteilschnitt, mit dem die Operation anfängt, durchtrennt wurden. „Der Schnitt beginnt unmittelbar über dem Jochbogen . . . . . dicht vor dem Tragus, steigt konvex nach hinten ausbiegend empor, umschreibt dann einen etwas halbkreisförmigen Bogen und steigt nach vorn gleichfalls konvex wieder zum Jochbein herab, derart, dass die Basis des umschnittenen uterusförmigen Lappens 3—3$^1/_2$ cm, seine Höhe 6$^1/_2$ cm, seine grösste oben gelegene Breite 5—5$^1/_2$ cm

[1]) Krause hat bei seinen Patienten auch die Wärme- und Kälteempfindung geprüft. Ich werde auf die Ergebnisse dieser Prüfungen nicht eingehen.

beträgt"[1]). Von der Lage des Schnittes und dem jeweiligen Verlauf der Cervikalnervenzweige wird es abhängig sein, wie viel Cervikalnervenzweige durchtrennt werden. Diese Nerven können sich regenerieren. Daraus erklärt sich, dass die Sensibilitätsprüfungen, die längere Zeit nach der Operation (6 Monate bis 2¹/₄ Jahre) vorgenommen wurden, eine geringere Ausdehnung der Sensibilitätsstörung ergaben (cfr. die Figg. 3, 5, 7, 10, 12, 14) als die bald nach der Operation (18 Tage bis 5 Wochen) ausgeführten Prüfungen (cfr. die Figg. 1, 2, 4, 6, 8, 9, 11, 13). Dass bei der Regeneration der durchschnittenen Cervikalnervenzweige die vom centralen Stumpfe der Nerven auswachsenden Achsencylinder gewiss nicht immer in den degenerierten peripheren Stumpf hineingelangen und in ihm bis zur ursprünglichen Endigung vordringen, sondern neue Wege einschlagen und weniger weit oder weiter als ursprünglich sich ausbreiten können, ist bei der Beurteilung der Fälle wohl im Auge zu behalten. Es gestatten also die Befunde bei der Sensibilitätsprüfung keinen direkten Schluss auf die Grösse des Verbreitungsbezirks des N. trigeminus und der Cervikalnerven. Immerhin aber sind diese Beobachtungen, wenn sie mit Kritik benutzt werden, verwertbar.

Sensibilitätsprüfungen habe ich selbst bei zwei Personen ausgeführt.

I. Fall L. Frau L. litt seit 10 Jahren an Supraorbitalneuralgie und beide Nn. supraorbitales waren bereits mehrmals ohne dauernden Erfolg durchschnitten worden. Es wurden deshalb beide Nn. supraorbitales nach der Thierschschen Methode (durch Ausdrehen) in ausgiebigster Weise entfernt. Beiderseits war der N. frontalis weit hinten in der Orbita abgerissen; die Nn. lacrimalis und nasociliaris waren zurückgeblieben. Der N. supratrochlearis war bald nach seinem Ursprung aus

[1]) Die Lage und Ausdehnung des Schnittes habe ich in den Figuren 1—14 möglichst genau bezeichnet.

dem N. frontalis, der Ramus frontalis bald nach seinem Ursprung aus dem N. supraorbitalis abgerissen; ihre Endverzweigungen waren zurückgeblieben. Dagegen war der N. supraorbitalis mit allen seinen Endverzweigungen entfernt worden. Einzelne Nervenfäden des ausgedrehten Bündels hatten eine Länge von 15 cm. Es handelte sich demnach in diesem Falle um eine beiderseitige vollkommene Ausschaltung des N. frontalis. Zehn Tage nach der völlig reaktionslos überstandenen Operation prüfte ich[1]) die Tast- und Schmerzempfindlichkeit. Die Ergebnisse dieser Prüfungen, auf die ich unten mehrfach zurückkommen werde, habe ich in den Figg. 15, 16, 17 veranschaulicht.

II. Fall A. Herrn A. wurden nach 17jährigem Bestehen einer Neuralgie der Nn. maxillaris und mandibularis die Nn. infraorbitalis, lingualis und alveolaris inferior nach der Thiersch-schen Methode entfernt. Ein halbes Jahr später traten von neuem Schmerzen auf, auch im Bereich des N. ophthalmicus. Etwa 1½ Jahre nach der ersten Operation wurden der Rest der Nn. maxillaris und mandibularis und ausserdem der N. supraorbitalis entfernt. Vom N. ophthalmicus blieben die Nn. lacrimalis und nasociliaris zurück. Der N. frontalis war hinten in der Orbita abgerissen. Der N. supratrochlearis und der Ramus frontalis waren von ihren Endverzweigungen abgerissen; die Endverzweigungen des N. supraorbitalis dagegen waren als ein langes Büschel von Nervenfasern in Zusammenhang mit dem N. frontalis entfernt worden. Vom N. maxillaris wurden durch die zweite Operation die Nn. sphenopalatini, ein mehrere Centimeter langes Stück des N. zygomaticus und mehrere kleinere Zweige, wohl Nn. alveolares superiores, beseitigt. Vom N. mandibularis wurde der motorische Teil und der N. auricularis, die bei der ersten Operation zurückgeblieben waren, entfernt. Es

[1]) Herr Professor Dr. v. Eiselsberg, der die Operation ausgeführt hatte, gestattete mir liebenswürdigst, die Patientin mehrmals zu untersuchen und stellte mir auch die ausgedrehten Nerven zur Verfügung.

war demnach vom N. trigeminus nichts als die Nn. lacrimalis und nasociliaris zurückgeblieben. Die Tast- und Schmerzempfindlichkeit prüfte ich fünf Monate nach der zweiten Operation. Auf die Ergebnisse dieser Prüfungen werde ich später wiederholt eingehen. Die Figuren 18—22 stellen die Untersuchungsbefunde bildlich dar.

Zur Prüfung der Tastempfindlichkeit benutze ich einen Retouchierpinsel, mit dessen ausserordentlich feiner, weicher Spitze ich kurze leichte Striche auf der Haut ausführe. Die Prüfung kann genau auf einen Punkt lokalisiert werden und es wird jede Druckwirkung wie sie Berührung mit gröberen Pinseln, z. B. Tuschpinseln, oder gar mit der Fingerkuppe erzeugt, ausgeschlossen. Die Grenze der normal empfindenden Hautgebiete lässt sich vollkommen genau feststellen.

Für die Prüfung der Schmerzempfindlichkeit benutze ich die cylindrischen, am Ende eine 1—2 mm lange sehr feine Spitze tragenden Stahlstiftchen, die als Zirkelspitzen verwandt werden, um das tiefe Eindringen in das Papier zu verhindern. Diese Nadeln ermöglichen ein gleichmässig tiefes Eindringen in die Haut. Bei der Prüfung der Schmerzempfindlichkeit kommt es vor allem darauf an, festzustellen, ob der Stich als Schmerz oder nur als Druck empfunden wird.

Das Ausbreitungsgebiet der Hautnerven des Kopfes und seine Variabilität.

Würden die Hautnerven des Kopfes ein konstantes Ausbreitungsgebiet besitzen, so wäre der Nachweis der doppelt oder mehrfach innervierten Bezirke sehr leicht zu führen. Man brauchte nur den einen der in Betracht kommenden Nerven an einem Präparate, den zweiten an einem anderen, oder an der linken und rechten Seite desselben Präparates freilegen und würde

dann in dem Bezirk, der beidemal Nerven erhält, den doppelt innervierten gefunden haben. Das Ausbreitungsgebiet der Kopfnerven ist aber so inkonstant, dass ich nicht zwei übereinstimmende Präparate gefunden habe, ja nicht einmal die linke und rechte Hälfte desselben Präparates gleich sah.

Im Jahre 1895 veranlasste ich Herrn E. Funke, der gegenwärtig Assistent am hiesigen anatomischen Institut ist, eingehender und mehr systematisch, als ich es bisher gethan hatte, die Endausbreitungsgebiete der Hautnerven des Kopfes zu untersuchen. Die Untersuchungen wurden unter meiner dauernden Aufsicht nach der von mir erprobten Methode ausgeführt[1]). Sie waren fast zum Abschluss gebracht, da erschien F. Frohses Arbeit über „die oberflächlichen Nerven des Kopfes“[2]).

Frohse hat ausser den sensiblen Nerven der Kopfoberfläche auch die motorischen Gesichtsnerven an einem reichen Material (20 Köpfe von Erwachsenen, 4 von Kindern, 1 vom Neger, 1 vom jungen Orang, 1 vom Chimpanse) studiert. Die Präparation führte er — abgesehen von einem Falle, in dem er vom Ganglion semilunare aus unter Wegbrechen des Knochens die Hauptäste der drei Stämme des Trigeminus bis zur Haut freilegte — in der üblichen Weise aus, indem er von aussen her auf die Nerven einging.

Die Angaben über die Lagebeziehungen und die Verästelung des N. facialis sind, wie ich auf Grund neuerdings angestellter eigener Untersuchungen behaupten kann, völlig korrekt und ergänzen und verbessern nicht unwesentlich die alten klassischen Schilderungen.

[1]) Über die Ergebnisse dieser Untersuchungen berichtete Herr E. Funke am 24. Oktober 1895 in der biologischen Sektion der physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg i. Pr.

[2]) F. Frohse, Die oberflächlichen Nerven des Kopfes. Mit 37 Abbildungen auf 8 Tafeln. Mit einem Vorworte von W. Waldeyer. Berlin-Prag. Fischer 1895. Fol.

Die Angaben über die sensibeln Nerven der Kopfoberfläche stellen ebenfalls einen erheblichen Fortschritt gegenüber den älteren Angaben dar. Wir waren freilich mit unserer Methode einen Schritt weiter gekommen. Wir konnten die Grenzen des Verbreitungsgebietes der einzelnen Nerven weiter ziehen als Frohse. Als ein Hauptverdienst Frohses möchte ich bezeichnen, dass er zuerst die grosse Variabilität der Hautnerven des Kopfes betont hat. „Es giebt — sagt er — am Kopf nur verhältnismässig kleine Gebiete, welche ein für allemal demselben Nerven oder derselben Nervengruppe zukommen.“ Es ist dies nach unseren Beobachtungen ganz richtig. Ebenso können wir seiner Behauptung, dass die sensibeln Nerven an jedem Kopfe, ja sogar auf der linken und rechten Seite desselben Kopfes verschieden verlaufen und ein verschieden grosses Verbreitungsgebiet haben, beistimmen.

Die Nerven der Kopfhaut sind teils Zweige der Cervikalnerven, teils Zweige des N. trigeminus. Als Grenze zwischen beiden wird gewöhnlich eine Linie angegeben, die am Kieferwinkel oder etwas vor demselben beginnt, vor dem äusseren Ohr emporsteigt und ein wenig hinter dem Scheitel endigt. Diese Grenzlinie ist ganz willkürlich konstruiert auf Grund von anatomischen Präparaten, die die Austrittsstelle und den Verlauf der gröberen Nervenstämme veranschaulichen. Derartige Präparate ergeben aber nichts über das Endausbreitungsgebiet der Hautnerven.

Zweifellos ist das Hautinnervationsgebiet der Cervikalnerven weit grösser als bisher angenommen wurde. Zu diesem Resultat kam auch Frohse. In seinem Schema der häufigsten Hautversorgung ist das Gebiet des N. trigeminus in der Gegend des Kieferwinkels erheblich reduziert im Vergleich mit den Schemata von Heiberg[1]), Merkel[2]) und Hasse[3]). Nach unseren Beob-

1) J. Heiberg, Atlas der Hautnervengebiete. Christiania 1884. Tafel 3, 4.

2) Fr. Merkel, Handbuch der topographischen Anatomie. Braunschweig. I Bd., 1885—1890, Fig. 239, pag. 470.

3) C. Hasse, Hand-Atlas der sensiblen und motorischen Gebiete der Hirn- und Rückenmarksnerven. Wiesbaden 1895. Tafel III.

achtungen hat das Hautinnervationsgebiet der Cervikalnerven eine noch grössere Ausdehnung als Frohse annimmt.

Die Cervikalnerven, die an der Innervation der Kopfhaut teilnehmen sind die Rami dorsales des III. und II. Cervikalnerven und die Nn. occipitalis minor und auricularis magnus.

Der Ramus dorsalis nervi cervicalis III entsendet nach Schwalbe[1]) einen Hautzweig, der mit einem aufsteigenden Zweige nach oben in das Gebiet des II. Occipitalnerven übergreift. Dieser aufsteigende Nerv verbindet sich entweder noch in der Tiefe der Nackenmuskulatur mit dem N. occipitalis major, oder durchbohrt, an der medialen Seite des letzteren verlaufend, selbständig die Sehne des Cucullaris dicht neben dem Nackenband, um in der Haut oberhalb der Protuberantia occipitalis externa sich auszubreiten und hier Verbindungen mit Zweigen des N. occipitalis major einzugehen. Man bezeichnet in diesem Falle den aufsteigenden Zweig des III. Cervikalnerven als N. occipitalis tertius.

Nach meinen Beobachtungen entsendet der Ramus dorsalis n. cervicalis III ganze Bündel von spitzwinkelig divergierenden Fäserchen zur Haut der oberen Nackengegend[2]), deren Endausläufer über die Protuberantia occipitalis externa hinaus ver-

[1]) G. Schwalbe, Lehrbuch der Neurologie. Erlangen 1881, pag. 897. Ich beabsichtige nicht ausführliche Litteratur-Angaben zu machen. Ich werde im allgemeinen nur die Beschreibungen in J. Henles Handbuch der Nervenlehre des Menschen, II. Aufl., Braunschweig 1879, in G. Schwalbes Lehrbuch der Neurologie, Erlangen 1881 und in Fr. Merkels Handbuch der topographischen Anatomie, Braunschweig 1885—1890, I. Bd., erwähnen, die unter den neueren die genauesten sind. Andere Handbücher werde ich nur dann erwähnen, wenn sie ausnahmsweise Angaben enthalten, die die eben genannten Werke nicht bringen. Frohses Arbeit wird dagegen fortgesetzt berücksichtigt werden. Um das Citieren zu vereinfachen, werde ich die betreffende Seitenzahl hinter den Namen des Autors stellen.

[2]) Die Bezeichnung der Gegenden entspricht der Abgrenzung in der anatomischen Nomenklatur, Supplement-Band zum Archiv für Anatomie und Physiologie, anatomische Abteilung, 1895, pag. 103.

folgt werden können. Ausserdem zieht ein stärkerer Zweig, der N. occipitalis tertius, in die Occipitalregion und zerfällt erst oberhalb der Protuberantia occipitalis externa in Endzweige, die sich teilweise mit den Zweigen des N. occipitalis major verbinden. Lateralwärts treten die Zweige des Ramus dorsalis n. cervicalis III in das Verästelungsgebiet des N. occipitalis minor über. Medialwärts erreichen sie die Mittellinie und gehen teilweise über sie hinaus auf die andere Körperseite (cfr. Fig. 35).

Das Ausbreitungsgebiet des N. occipitalis major erstreckt sich nach der üblichen Annahme und auch in Frohses Abbildungen — im Text fehlt jede Angabe — bis zum Scheitel.

Cruveilhier[1]) konnte dagegen die Zweige des N. occipitalis major bis zur Nachbarschaft der Sutura coronalis verfolgen.

Ich zweifle nicht daran, dass gelegentlich der N. occipitalis major nicht über den Scheitel hinausreicht. Jedenfalls aber ist dies selten, denn ich sah stets verhältnismässig kräftige Zweige über den Scheitel hinausziehen, die mehr oder weniger nahe an die Stirnregion hinan verfolgt werden konnten.

Als Beweis dafür, dass das Gebiet des N. occipitalis major noch weiter nach vorne reichen kann, scheinen mir die Ergebnisse der Sensibilitätsprüfungen in Fedor Krauses Fall II (cfr. Fig. 2, 3, 9, 10), III (cfr. Fig. 5, 12) und V (cfr. Fig. 7) zu sprechen. Im Falle V war die Tastempfindung bei Pinselberührung im Bereich der Regio frontalis und der Regio supraorbitalis fünf Wochen nach Entfernung des Ganglion semilunare auf der operierten Seite sogar ebenso stark wie auf der gesunden. Diese merkwürdige Beobachtung spricht dafür, dass das Ausbreitungsgebiet des N. occipitalis major (bezw. der Nn. occipitalis minor und auricularis magnus) in einzelnen Fällen sich sogar noch weiter, bis zur Lidspalte hin, ausdehnen kann.

[1]) J. Cruveilhier, Traité d'anatomie descriptive. II. Édit., Paris 1845. Tome IV, pag. 473.

Lateralwärts ist das Ausbreitungsgebiet des N. occipitalis major sehr schwer abzugrenzen, da er mehrfach mit den Verzweigungen des N. occipitalis minor anastomosiert. Gelegentlich sendet der N. occipitalis major seine Zweige bis zum Ohr. Medialwärts wird das Ausbreitungsgebiet des N. occipitalis major keineswegs durch die Mittellinie begrenzt, vielmehr treten zahlreiche Fädchen über die Mittellinie hinüber und können in der Haut der anderen Kopfseite eine Strecke weit verfolgt werden (cfr. Fig. 36).

Frohse (pag. 8) nimmt an, dass der N. suboccipitalis, der hintere Ast des I. Cervikalnerven, sich dadurch an der Innervation der Kopfhaut beteiligen könnte, dass durch die Anastomose mit dem N. occipitalis major sensible Fasern von ihm durch die Bahn des N. occipitalis major verlaufen könnten. Es ist das wohl möglich. Die Varietät, die Frohse in dem Varietätenbuch des Berliner anatomischen Institutes verzeichnet fand, dass an einem Präparate der N. suboccipitalis einen selbständigen Hautast abgiebt, habe ich noch nicht zu Gesicht bekommen. Sie ist gewiss recht selten.

Der N. occipitalis minor steht nach Henle (pag. 512) in umgekehrtem Verhältnis der Stärke zu den Nn. occipitalis major und auricularis magnus. Er verzweigt sich ungefähr in der Mitte zwischen beiden Nerven in der Haut des Hinterhaupts, öfters auch der medialen Fläche des Ohrs (Turner[1]).

Nach Schwalbe (pag. 904) findet er, gewöhnlich in zwei Hauptäste gespalten als reiner Hautnerv in der Haut über dem Processus mastoideus, sowie in den lateralen Teilen der Hinterhauptsgegend, nach vorn bis zum oberen Teil des Ohres, seine Ausbreitung. Dabei geht sein hinterer Ast Verbindungen ein mit Zweigen des N. occipitalis major, sein vorderer Ast mit Fäden des N. auricularis magnus.

[1]) Natural History Review 1864, pag. 613.

Diese auch mir bekannten Verbindungen bedingen es, dass die laterale und mediale Grenze des Ausbreitungsgebietes dieses Nerven so sehr wechselnd ist. Nach vorn ziehen die Verzweigungen des N. occipitalis minor bogenförmig über dem äusseren Ohr hinweg und können mit Leichtigkeit zu dem hinteren Abschnitt der Schläfengegend verfolgt werden. Die Endzweige dringen mehr oder weniger weit in der Schläfengegend vor, ja vielleicht — wie man aus den Krauseschen Beobachtungen Fall I (cfr. Fig. 1) und V (cfr. Fig. 7) wohl folgern muss — bis in die lateralen Teile der Stirngegend.

Der N. auricularis magnus hat zweifellos ein weit ausgedehnteres Verbreitungsgebiet in der Kopfhaut, als gewöhnlich angenommen wird.

Der Ramus posterior verteilt nach Henle (pag. 512) seine Zweige in die Haut über dem Warzenfortsatz und in den oberen Teil des äusseren Ohres.

Nach Schwalbe (pag. 905) verzweigt er sich an der medialen, dem Schädel zugekehrten Seite der Ohrmuschel und in der Haut hinter und über dem Ohre, woselbst er Verbindungen mit Fäden des N. occipitalis minor eingehen kann.

Frohse (pag. 9) hat gezeigt, dass er nicht nur die mediale Seite der Ohrmuschel versorgt, sondern auch mit Endästen, die den hinteren Rand des Helix umgreifen, noch auf die laterale Fläche hinübertritt. Zweige für die eigentliche Kopfhaut erwähnt Frohse nicht.

Und doch wird die Kopfhaut hinter und über dem Ohr in wechselnder Ausdehnung von ihm innerviert. Je schwächer der N. occipitalis minor ist, um so stärker sind die Zweige des Ramus posterior des N. auricularis magnus. Die nahe Zusammengehörigkeit beider Nerven — bekanntlich entstammt der N. occipitalis minor der Schlinge zwischen den vorderen Ästen des II. und III. Cervikalnerven, seltener dem II. Cervikalnerven allein; der N. auricularis magnus entsteht aus dem III. Cervikalnerven

— kennzeichnet sich auch dadurch, dass Zweige beider Nerven sich spitzwinklig verbinden. Die Endverästelungen des N. auricularis magnus ziehen unterhalb der Endzweige des N. occipitalis minor in die Haut der Schläfengegend hinein.

Der Ramus anterior des N. auricularis magnus tritt nach Henle (pag. 312) in die dem Schädel zugewandte Fläche des Ohrläppchens ein und versieht mit feinen Zweigen, die zum Teil den Ohrknorpel durchbohren, die Haut der inneren und äusseren Fläche der unteren Hälfte des Ohres und die Haut des äusseren Gehörganges.

Schwalbe (pag. 905) erwähnt ausser diesen für das Ohr bestimmten Fäden noch feine Fila parotidea, die zum Teil die Substanz der Parotis durchbohren und zur Haut gelangen, welche die Regio parotideo-masseterica bedeckt.

Frohse (pag. 9) hält den Zweig zur Haut der Regio parotideo-masseterica für konstant. Er soll oft mit dem N. auriculotemporalis anastomosieren, „mit dem er bezüglich des Verbreitungsbezirkes in dieser Gegend in einem wechselnden Verhältnis steht." An anderer Stelle (pag. 11) erwähnt Frohse, dass er manchmal mehr als die ganze Regio parotideo-masseterica mit Hautnerven versorgt. Andererseits kann der Ramus zygomatico-temporalis Gebiete des N. auricularis magnus in der Gegend des Jochbogens ersetzen.

Funke und ich fanden die Verzweigungen des Ramus anterior nicht nur in der ganzen Regio parotideo-masseterica, sondern konnten sie auch nach oben bis über den Jochbogen hinaus, nach vorn bis zum Mundwinkel und zum lateralen Teil der Ober- und Unterlippe an einzelnen Präparaten verfolgen.

Bei keiner der fünf Personen, bei denen Krause nach der Exstirpation des Ganglion semilunare die Sensibilität prüfte (cfr. die Figg. 1—14) und ebensowenig in dem von mir untersuchten Falle A (cfr. die Figg. 18—21) war die Haut in der Regio parotideo-masseterica anästhetisch. Daraus muss man den Schluss

ziehen, dass dieser Hautbezirk nicht vom N. mandibularis allein seine Nerven bezieht, wie das die vorher erwähnten schematischen Zeichnungen von Heiberg, Merkel und Hasse angeben.

Dass bei einzelnen Operierten — Krauses Fälle II (cfr. Fig. 3), III (cfr. die Figg. 5 und 12) und IV (cfr. die Figg. 6 und 13) längere Zeit nach der Operation die Regio temporalis und zygomatica eine nur mässige oder ganz geringe Abschwächung der Empfindlichkeit zeigte, während kurze Zeit nach der Operation die Stellen völlig oder nahezu völlig anästhetisch waren (cfr. die Figg. 2, 4, 11), erklärt sich daraus, dass durch den Weichteilschnitt bei der Operation die Zweige des Ramus posterior n. auricularis magni und des N. occipitalis minor sämtlich oder doch grösstenteils durchtrennt wurden und sich alsdann mehr oder weniger vollständig regenerierten.

In den Figuren 27 und 33 habe ich das von den Cervikalnerven innervierte Hautgebiet des Kopfes dargestellt. Die Bezirke, welche an jedem Präparat von Cervikalnervenzweigen versorgt wurden, habe ich durch Schraffierung bezeichnet, diejenigen, welche nur an einzelnen Präparaten von diesen Nerven innerviert wurden, habe ich durch Punktierung markiert. Die Ausdehnung des Hautgebietes der Nn. auricularis magnus, occipitalis minor, occipitalis major und des Ramus posterior n. cervicalis III wechselt so stark, dass ich nicht im stande bin, die einzelnen Gebiete einigermassen sicher abzugrenzen.

Der N. ophthalmicus liefert nach der allgemeinen Annahme sensible Zweige für die Haut von der Augenlidspalte aufwärts bis zum Scheitel und ausserdem Hautzweige für die Nasenspitze oder, wie einige Autoren z. B. Heiberg[1]) und Strümpell[2]) angeben, für den ganzen Nasenrücken. Medialwärts soll das Innervationsgebiet bis zur Mittellinie reichen. Die

[1]) l. c., Tafel III.

[2]) A. Strümpell, Spezielle Pathologie und Therapie. Leipzig 1885 und Strümpell und Jakob, Icones neurologicae. Tabula XIII, 1897.

laterale Grenze wird nicht ganz übereinstimmend angegeben, sie wird mehr oder weniger weit in das vordere Gebiet der Regio temporalis hineingerückt.

Nach Frohses Beobachtungen zieht die untere Grenze über die Nasenwurzel hinweg „bis zum äusseren Drittel des oberen Lides". Von hier aus erstreckt sich das Innervationsgebiet des N. ophthalmicus keilförmig sich verschmälernd nach oben auf den Scheitel und reicht hier regelmässig bis zur vorderen, bisweilen bis zur hinteren Ohrhöhe. Die laterale Grenze wechselt in ihrem unteren Teil; sie steigt von der Grenze des lateralen und mittleren Drittels des oberen Lides als eine gegen die Schläfe entweder konkav oder konvex gekrümmte Linie empor. „Die laterale Stirngegend wird viel mehr, als man anzunehmen geneigt ist, vom N. zygomatico-temporalis und selbst vom N. auriculo-temporalis in Anspruch genommen." Dagegen soll häufig ein Stück des medialen Teiles des unteren Lides unter dem Einfluss des N. ophthalmicus stehen. Die mediale Grenze erwähnt Frohse nicht.

Unsere Untersuchungen ergaben folgendes (cfr. die Figuren 23 und 29[1]): Die Zweige des N. ophthalmicus innervieren nicht nur die Haut der medialen zwei Drittel des oberen Augenlides, sondern das ganze Lid. Ausserdem breiten sie sich in der Haut am lateralen und medialen Lidwinkel aus und dringen von hier aus in das untere Lid vor. Die Grösse des lateralwärts von der Lidspalte gelegenen Hautbezirks, in dem Zweige des N. ophthalmicus sich verästeln, ist nicht unerheblich. Es gelang mir in einzelnen Fällen, die Zweige bis über 2 cm nach aussen von dem lateralen Lidwinkel hin zu isolieren. Auch für die Haut medialwärts vom inneren Lidwinkel, für die Haut der ganzen

[1]) In den Figuren 23—34 sind die durch Schraffierung bezeichneten Gebiete an jedem Präparat von dem betreffenden Nerven innerviert, die durch Punktierung bezeichneten dagegen wurden nur an einzelnen Präparaten von dem betreffenden Nerven innerviert gefunden.

Nase und für den angrenzenden Streifen der Wangenhaut liefert der N. ophthalmicus Zweige.

Die von dem oberen Rand der Augenhöhle aufsteigenden Äste des N. ophthalmicus verlaufen anfangs nahezu parallel der Mittellinie, später wenden sie sich dieser zu. Das Gebiet, in dem sie sich ausbreiten, hat eine sehr wechselnde Grösse. In einzelnen Fällen konnten wir die Nerven kaum über die Stirngegend hinaus verfolgen, in anderen dagegen durch die ganze Scheitelgegend hindurch bis nahe an die Hinterhauptsgegend, also erheblich weiter nach hinten, als gemeinhin angenommen wird. In dem von mir untersuchten Fall L. (cfr. die Figuren 16 und 17) reichte die Zone; in der die Tast- und Schmerzempfindung infolge der Exstirpation der beiden Nn. frontales aufgehoben oder herabgesetzt waren, bis in den vorderen Teil der Occipitalregion hinein.

Die laterale Grenze des Verbreitungsbezirkes des N. ophthalmicus in der Kopfhaut ist nach unseren Beobachtungen sehr schwankend. Gewöhnlich ragt sie weiter in die Schläfenregion hinein, als angegeben wird. Sie stellt keineswegs eine so gleichmässig gekrümmte Linie dar, wie man das abgebildet findet, z. B. in den erwähnten schematischen Zeichnungen von Heiberg, Strümpell, sondern ist bald unregelmässig eingebuchtet, bald springt sie eckig oder gewölbt vor (cfr. Fig. 16). Auch verläuft sie auf der linken und rechten Kopfhälfte nicht gleich (cfr. Fig. 17).

Die Medianlinie des Kopfes bildet keineswegs die mediale Grenze für die Verzweigungen des N. ophthalmicus, sondern sie wird von ihnen vielfach überschritten (cfr. die Figg. 29, 32, 37, 38).

Das Ausbreitungsgebiet der einzelnen Äste des N. ophthalmicus ist deshalb sehr schwer anzugeben, weil die Äste an Stärke sehr variieren und demnach auch ihr Ausbreitungsgebiet.

Der N. nasociliaris liefert für die Gesichtshaut Zweige,

die in seinen beiden Endästen, dem N. ethmoidalis anterior und dem N. infratrochlearis, verlaufen. Der N. ethmoidalis anterior schickt zwischen dem unteren Rande des Nasenbeins und der Cartilago triangularis einen Zweig, den Ramus nasalis externus, zur Nasenspitze. Als Endverästelungsgebiet dieses Zweiges wird von einzelnen Autoren nur die Nasenspitze angegeben. Andere rechnen auch die Haut des Nasenflügels dazu. Nach meinen Beobachtungen kommt es vor, dass der Ramus nasalis externus sich auf die Nasenspitze beschränkt; ich konnte seine Verästelungen aber auch bis zur Nasolabialfalte verfolgen. Erwähnenswert ist, dass auch kleine Zweige über die Mittellinie hinübertreten und sich in der Haut der Nasenspitze bis etwa an den vorderen Rand des Nasenloches hinan verästeln.

Der N. infratrochlearis zerfällt in einen unteren und einen oberen Zweig. Der untere liefert Zweige für den Thränensack, die Caruncula lacrimalis und einige Fädchen zur Haut, die oberhalb des Ligamentum palpebrale mediale an die Haut des medialen Augenwinkels gelangen. Der obere Zweig verläuft unterhalb der Trochlea nach vorn oberhalb des Ligamentum palpebrale mediale an die Haut des medialen Augenwinkels. Nach E. Bischoff[1]) soll er konstant vor der Trochlea bogenförmig emporsteigen und sich mit dem N. supratrochlearis verbinden; aus der nach vorn gerichteten Konvexität des Bogens soll dann eine Anzahl von Fädchen entspringen, die aus Fasern beider Nerven entstehen. Diese Anastomose ist sehr häufig, nach meinen Beobachtungen aber nicht konstant. Die Endästchen beider Zweige des N. infratrochlearis strahlen nach allen Seiten aus. Lateralwärts ziehen sie zur Haut des oberen und unteren Augenlides. Mehrmals konnten die Nervenfädchen bis fast zur Mitte des oberen (cfr. Figg. 40, 41) und des unteren Lides (cfr. Fig. 41) durch Präparation verfolgt werden. In den Fällen L.

1) E. Bischoff, Mikroskopische Analyse der Anastomosen der Kopfnerven. München 1865.

(cfr. Fig. 15) und A. (cfr. Fig. 18) erklärt sich die geringe Abschwächung der Sensibilität des medialen Abschnittes des Augenlides leicht durch die Annahme, dass Zweige des N. infratrochlearis diese Abschnitte innervieren. Nach unten steigen feine Zweige zur Seitenfläche der Nase hinab (cfr. Fig. 39). Dass der N. nasociliaris die Haut der ganzen Nase und des angrenzenden Wagenabschnittes innervieren kann, beweist der Fall A. (cfr. Figg. 18—21), in dem mit Ausnahme der Nn. lacrimalis und nasociliaris der ganze N. trigeminus operativ entfernt worden war. Die medialwärts verlaufenden Zweige des N. infratrochlearis ziehen zur Nasenwurzel und steigen zum unteren Teil der Stirn empor (cfr. die Figg. 37, 39, 40). An Präparaten, bei denen die Nn. supra- und infratrochlearis nicht die bekannte bogenförmige Anastomose bilden, aus der dann die von beiden Nerven mit Fasern ausgerüsteten Endzweige ausgehen, gelingt es nicht immer diese Stirnzweige darzustellen. Jedoch habe ich sie einige male gesehen. Fig. 39 stellt einen solchen Fall dar, in dem vom linken und rechten N. infratrochlearis ein ziemlich starker Stirnast aufsteigt. Im Fall L. (cfr. Figg. 15 und 16) besass die Haut der Stirn in einem dreieckigen Felde, dessen Basis die Verbindungslinie der inneren Lidwinkel bildet und dessen Spitze 4 cm höher liegt, volle Sensibilität. Die Innervation dieses Feldes muss dem N. infratrochlearis obgelegen haben. Im Falle A. (cfr. Figg. 18, 19), wo ein dreieckiger Bezirk der Stirnhaut von gleicher Lage und Ausdehnung volle Tastempfindung besass, kann nur der N. infratrochlearis diesen innerviert haben. Die Nasen- und Stirnzweige des N. infratrochlearis können leicht über die Mittellinie hinaus präpariert werden (cfr. die Figg. 37, 39, 40).

Der mittlere Zweig des N. ophthalmicus wird von den meisten Autoren und auch in der anatomischen Nomenklatur als N. frontalis bezeichnet. Er soll in die Nn. supratrochlearis und supraorbitalis zerfallen. Der N. supraorbitalis soll dann

wiederum in die Nn. supraorbitalis und frontalis sich teilen (Schwalbe pag. 827) oder den R. frontalis als Seitenzweig abgeben (anatomische Nomenklatur). Ich benutze die letzte Bezeichnung, obgleich ich auf Grund zahlreicher Beobachtungen die Henles (pag. 401) vorziehe. Der N. supraorbitalis ist seiner Verlaufsrichtung und Stärke nach fast immer die direkte Fortsetzung des Hauptstammes, den man darum N. supraorbitalis nennen sollte; der N. supratrochlearis und der R. frontalis verhalten sich wie Seitenäste.

Das Dickenverhältnis der drei Nerven ist ein sehr wechselndes und dementsprechend auch ihr Ausbreitungsgebiet.

Aus der Anastomose zwischen den Nn. supra- und infratrochlearis gehen Zweige hervor, die den medialien Lidwinkel bogenförmig umziehen und in die Haut des medialen Teiles des oberen und unteren Lides einstrahlen. In Fällen, in denen die Anastomose nicht existierte, konnten wir Zweige des N. supratrochlearis ebenfalls in die Haut des oberen und unteren Lides verfolgen. Aus der Anastomose oder vom N. supratrochlearis allein ziehen Zweige nach unten zur Nasenwurzel und nach oben zur Stirn. Die Stirnzweige konnten bis in den behaarten Teil der Kopfhaut hinein verfolgt werden (cfr. Fig. 38). Ein Teil der Nasen- und Stirnzweige überschreitet die Mittellinie (cfr. Figg. 37—40). Lateralwärts ist das Ausbreitungsgebiet des N. supratrochlearis gegen das des Ramus frontalis schwer abzugrenzen. Ist der Ramus frontalis sehr dünn, so verbreiten sich die Zweige des N. supratrochlearis etwas weiter lateralwärts als im umgekehrten Falle.

Der Ramus frontalis sendet nach unten Zweige zur Haut des oberen Augenlides. Mit Recht wies Merkel[1]) darauf hin, dass diese Zweige bald einen grösseren bald einen kleineren Teil des oberen Lides innervieren. Merkel bildet einen Fall ab, in dem der Ramus frontalis allein Zweige zum oberen Lid

[1]) Fr. Merkel, Makroskopische Anatomie (des Auges) in Graefe-Saemisch Handbuch der Ophthalmologie, Bd. I, pag. 127 und Handbuch der topographischen Anatomie, pag. 205.

liefert. Ich habe dies nie gesehen. Wenn ich auch zugebe, dass bei starker Entwickelung des Ramus frontalis die Innervation des oberen Lides so sein kann, so möchte ich doch glauben, dass dies nicht allzu häufig vorkommt. Die übrigen Zweige des Ramus frontalis steigen an der Stirn empor, wenden sich gegen die Mittellinie und überschreiten diese auch teilweise im oberen Teil der Stirn und im vorderen Abschnitt der behaarten Kopfhaut. Die Grösse des Ausbreitungsgebietes dieser Stirnäste ist abhängig von der Stärke des N. supratrochlearis und noch mehr von der Stärke des N. supraorbitalis. Mit Leichtigkeit konnten die Stirnzweige nach oben 3—4 ctm über die Haargrenze hinaus verfolgt werden.

Der N. supraorbitalis liefert dem lateralen Teil des oberen Lides und dem lateralen Lidwinkel Hautzweige. Seine aufsteigenden Zweige verlaufen anfangs mit einer leichten Neigung nach der Mittellinie und biegen dann stärker medialwärts um, worauf auch Frohse (pag. 10) hingewiesen hat. Einzelne Zweige überschreiten die Mittellinie und endigen in der Haut der anderen Kopfhälfte. Die laterale und obere bezw. hintere Grenze des Verästelungsgebietes des N. supraorbitalis fällt mit den entsprechenden Grenzen des N. ophthalmicus zusammen. Ich habe dem oben Mitgeteilten nichts weiter zuzufügen.

Das Hautinnervationsgebiet des N. lacrimalis wird sehr verchieden beschrieben. Henle (pag. 411 und 414) giebt an, dass der obere Ast Zweige für die Haut des oberen Lides und dem der Orbita nächsten Teil der Haut der Schläfengegend entsendet. Schwalbe (pag. 826) erwähnt ebenfalls, dass der obere Ast des Thränennerven Zweige zur Haut in der Umgebung des lateralen Augenwinkels, sowie zum oberen Augenlid (Ramus palpebralis) liefert. Nach Merkel (pag. 206) liefert der N. lacrimalis nur Zweige zur Haut der Schläfe in der Gegend der Sutura zygomatio-frontalis. Frohse (pag. 10) meint, dass der N. lacrimalis nicht, wie gewöhnlich angegeben wird, das äussere

Drittel des oberen Lides innerviert. „Wenn wirklich ein stärkerer Ast am äusseren Augenwinkel hervorkommt, so liegt die Ursache häufig wohl in der Anastomose mit dem N. zygomatico-temporalis, der dann stets ausserhalb, zum Teil innerhalb der Augenhöhle verläuft.“

Die Ergebnisse unserer Präparationen waren folgende: Der N. lacrimalis liefert konstant Zweige für die Haut des oberen Augenlides, die im äusseren Drittel des Lides isoliert werden konnten. In das untere Lid konnten dagegen nur in einzelnen Fällen feinste Fäserchen hinein verfolgt werden und auch nur immer in den lateralen Abschnitt des Lides (cfr. die Figg. 44, 45, 46). Die lateralwärts verlaufenden Zweige des N. lacrimalis konnten 1½—2 cm präpariert werden (cfr. die Figg. 44, 46). Im Falle A (cfr. die Figg. 18—21) besass das obere Augenlid, das laterale Drittel des unteren Lides und ein ausgedehnter, 6 cm hoher und durchschnittlich 2 cm breiter Bezirk zur Seite des Lidwinkels wenig abgeschwächtes Tastgefühl und in etwas geringeren Grenzen normale Schmerzempfindlichkeit. Dies Gebiet ist allseitig von völlig anästhetischen Zonen umschlossen, abgesehen vom oberen Augenlid, wo es ohne erkennbare Grenze in das vom N. infratrochlearis innervierte, empfindende übergeht. Da der N. infratrochlearis nicht für die Innervation des lateralen Abschnittes der Lider und der nach aussen davon gelegenen sensibeln Hauptpartie in Anspruch genommen werden kann, so kann nur der zweite Nerv, der in diesem Falle vom N. trigeminus übrig blieb, der N. lacrimalis, das fragliche Gebiet versorgen. Durch den Fall A wird auch die Vermutung, dass die vom N. lacrimalis dem lateralen Teil der Lider und dem lateralen Lidwinkel zugeführten Fasern aus dem N. zygomaticus stammen, widerlegt. Im Falle A war der N. zygomaticus vollständig entfernt worden. Auf Grund meiner Präparationen glaube ich behaupten zu können, dass das Hautgebiet des N. lacrimalis keineswegs immer so gross ist wie im Falle A.

Der N. maxillaris liefert Zweige für die Kopfhaut durch die Nn. zygomaticus und infraorbitalis. Das Endgebiet dieser Nerven wird von den Autoren sehr verschieden angegeben. Als Ausbreitungsgebiet des N. zygomaticus wird ein verschieden grosser und verschieden geformter Hautbezirk lateralwärts vom äusseren Lidwinkel angenommen. Der N. infraorbitalis soll die Haut zwischen Mund- und Lidspalte innervieren, nach einzelnen Autoren (Merkel [pag. 472], Landois[1]) u. a.) auch die Mitte oder die obere Hälfte der Nase.

Nach Henle (pag. 414) liefert der N. zygomaticus Zweige für die Haut des lateralen Augenwinkels und des nächst angrenzenden Teiles der Wange und Schläfe. Nach Schwalbe (pag. 832) innerviert er die Haut der vorderen Schläfengegend und der Wangengegend. Merkel (pag. 472) bezeichnet eine kleine Stelle der Schläfe über der Sutura zygomatico-frontalis als Gebiet des R. zygomatico-temporalis und die Wagenhöhe als Gebiet des R. zygomatico-facialis. Gegenbaur[2]) sah den Ramus zygomatico-temporalis in der Haut der Schläfe bis zum Ohre verteilt. Frohse (pag. 11) erklärt den Ramus zygomatico-temporalis als den hinsichtlich der Ausdehnung seines Gebietes wechselndsten Hautnerv des Kopfes. „Er kann vollkommen fehlen, andererseits den Schläfenast des N. auriculo-temporalis zum grössten Teil vertreten, Gebiete des N. auricularis magnus in der Gegend des Jochbogens übernehmen, den N. zygomatico-facialis ersetzen, wie schon erwähnt an die Stelle des N. lacrimalis treten und schliesslich weit in den unteren Bezirk des N. supraorbitalis übergreifen.“ Der Ramus zygomatico-facialis hat nach Frohse sein Verbreitungsgebiet im vorderen Teil der Jochbeingegend und am äusseren Lidwinkel. Er soll auch fehlen können.

1) L. Landois, Lehrbuch der Physiologie. Wien und Leipzig 1891.

2) C. Gegenbaur, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. V. Aufl., II. Bd., Leipzig 1892, pag 438.

Ich stimme mit Frohse darin überein, dass das Hautgebiet des N. zygomaticus eine sehr wechselnde Grösse hat (cfr. die Figg. 24 und 30). Das Fehlen des einen oder gar beider Zweige habe ich bisher nicht beobachtet. An unseren Präparaten konnten wir die Zweige der Rami zygomatico-facialis und zygomatico-temporalis nach oben bis in die Regio frontalis und den vorderen Teil der Regio parietalis verfolgen. Nach hinten erstreckten sich die Zweige des N. zygomaticus in den vorderen Teil der Regio temporalis. Nach unten verbreiteten sie sich durch die Regio zygomatica bis an die obere Grenze der Regio buccalis. Die vorderen Zweige strahlen teils gegen den lateralen Lidwinkel und von hier aus in die Haut des oberen und unteren Lides — in einem Falle (cfr. Fig. 46) bis beinahe zur Mitte des unteren Lides —, teils zur Wangenhaut unterhalb des lateralen Teiles des unteren Lides. An keinem Präparat breiteten sich die Verzweigungen des N. zygomaticus überall bis zu diesen äussersten Grenzen aus; an jedem Präparat war hier oder da oder überall das Ausbreitungsgebiet beschränkt.

Der Verbreitungsbezirk des N. infraorbitalis ist grösser als bisher angegeben worden ist (cfr. die Figg. 24 und 30). Die nach oben ziehenden Zweige gelangen zum Lidrand. Sie innervieren ausserdem die Haut neben dem lateralen Lidwinkel (cfr. die Figg. 44 und 45). Dieser Bezirk hatte an einem Präparat eine Breite von mehr als einem Centimeter. Zur Haut medialwärts vom inneren Lidwinkel streben meistens mehrere Zweige (cfr. die Figg. 40, 41, 46), von denen einige ihn im Bogen umkreisen, in das obere Lid eindringen und für dessen laterale Hälfte makroskopisch präparierbare Fädchen liefern (cfr. Fig. 40). An einem Präparat (cfr. Fig. 46) zog einer dieser Zweige 2½ cm über den Lidwinkel hinaus zur Stirn und zum medialen Teil der Augenbrauen empor. Die medialwärts verlaufenden Zweige innervieren die Haut der Nase von der Wurzel bis zur Spitze, auch die Haut des Septums, und die Oberlippe und treten zum

Teil über die Mittellinie auf die andere Körperseite hinüber (cfr. die Figg. 49—51). Die untere Grenze bildet die Mundspalte. Auch zu dem Mundwinkel treten Zweige und von diesen ziehen einzelne noch etwas weiter hinab und wenden sich zum Teil zur Unterlippe (cfr. Fig. 48). Die laterale Grenze ist nicht scharf zu ziehen. Sicher ist, dass Zweige des N. infraorbitalis in der Regio buccalis und zygomatica sich verbreiten.

Der N. mandibularis giebt durch die Nn. auriculo-temporalis, buccinatorius, mentalis und mylohyoideus Zweige zur Kopfhaut. Das von diesen Nerven versorgte Hautgebiet wird äusserst verschieden angegeben.

Henles (pag. 443) Beschreibung der Endverästelung des N. auriculo-temporalis lautet: „Er giebt Zweige an die Haut, die die vordere Wand des äusseren Gehörgangs und den vorderen Rand der Ohrmuschel bedeckt, und an die Haut des vorderen Teils der Schläfe.“ Mit dieser Beschreibung Henles stimmt die aller jüngeren Autoren überein. Nach Merkel (pag. 476) ist der N. auriculo-temporalis „der sensible Nerv für den vordern Umfang des äusseren Gehörganges und der Ohrmuschel, für die Kapsel des Kiefergelenkes und für die vorderen Teile der Schläfe . . . . Die Durchschneidungen des Stammes vom dritten Ast haben aber erwiesen, dass sein Ausbreitungsbezirk noch ein grösserer ist. Zweifellos werden an die Seite der Wange die dem Auriculotemporalis entstammenden Fasern von den Zweigen des Facialis abgegeben, welche sie durch Vermittelung des starken anastomotischen Astes erhält, der innerhalb der Ohrspeicheldrüse die beiden in Rede stehenden Nerven verbindet.“ In seinem vielkopierten Schema der Nervenversorgung der Kopfoberfläche (pag. 470) erteilt denn auch Merkel dem N. auriculo-temporalis ein sehr ausgedehntes Gebiet zu. Die vordere Grenze desselben zieht vom Mundwinkel nur wenig nach hinten geneigt zum unteren Rand des Unterkiefers hinab, steigt vom Mundwinkel anfangs als konvex nach hinten gekrümmte Linie bis etwa zum

N infraorb
48
N buccal
37
N supratrochl
N infratrochl
N mentalis
50
39
N supral
N infratrochl.
N infratrochl
n supra
n infratrochl
R frontalis
N supraorbit
44
42
N lacrimal
49
N supraorbit
N supra-infratrochl
N zygomaticus
43
N infraorbit
46
N supraorbit
R frontal
N lacrimal
N supratrochlear
N zygomatic
N infraorbitalis
54
N supraorb
45
R frontal
n occip maj
N lacrimal
47
N infratrochl
41
N lacrim
N infraorb
35
n infraorb
N zygom
N infraorb
R frontal
38
N supratrochl
N infratrochl
N supratrochl
r post n cervic III
N infraorb

Verlag von J.F. Bergmann, Wiesbaden.

Lith u Druck d. kgl Univers Druckerei v H Stürtz, Würzburg

Processus zygomaticus ossis frontis, dann als konkav nach hinten gekrümmte Linie bis etwa zum Tuber parietale empor. Die hintere Grenze verläuft längs des unteren Randes der Mandibula bis zum Angulus, steigt dann am hinteren Rande des Astes, am vorderen Umfang des Ohres vorbei zur Gegend des Tuber parietale empor.

Frohse (pag. 11, 12) hat auf Grund seiner sorgfältigen anatomischen Untersuchungen eine Reihe von Angaben über den N. auriculo-temporalis gemacht, die einen sehr wesentlichen Fortschritt darstellen. Frohse unterscheidet gewöhnlich zwei Rami temporales superficiales. Der schwächere hintere Ast steigt hinter der Vena temporalis superficialis empor, wird von den Endästen der Nn. occipitales überkreuzt und anastomosiert erst in der hoch oben (in der Zeichnung etwa in der Höhe der Linea temporalis) gelegenen Endverbreitung mit denselben. Die Zweige des vorderen Ramus temporalis superficialis anastomosieren häufig mit einander und haben ein sehr unbestimmtes Verbreitungsgebiet, das sich nach der Entwickelung des Ramus zygomatico-temporalis richtet. Die Schläfenäste des N. auriculo-temporalis hat Frohse niemals gänzlich vermisst. Ebenso selten wie die von Gegenbaur beobachtete Verbreitung des Ramus zygomatico-temporalis bis zum Ohr und die entsprechende Reduktion des Gebietes des N. auriculo-temporalis ist die Ausdehnung des N. auriculo-temporalis über die ganze Schläfe und den lateralen unteren Teil der Stirngegend, wobei der Ramus zygomatico-temporalis vollkommen fehlen kann. Die Rami temporales und ihre Verzweigungen haben keine Beziehung zum N. facialis. Die Gesichtsäste des N. auriculo-temporalis sind nach Frohses Beobachtung bisweilen mit dem N. facialis garnicht verbunden. Meistens jedoch treten sie durch die Rami anastomotici mit dem oberen Ast des N. facialis in Verbindung. Es kann sich jedem Facialisast ein sensibler Zweig beigesellen; am leichtesten darzustellen sind aber drei Bahnen, deren sich die Hautnerven aus dem N. auriculotempo-

ralis bedienen. Die erste Bahn ist die durch den Ramus malaris des oberen Facialisastes; aus diesem treten da, wo der Jochbogen zum Jochkörper wird, die sensibeln Zweige, meistens steil aufsteigend, aus. Die zweite Bahn ist die durch den Ramus maximus n. facialis; am vorderen Rande des Masseter treten die sensibeln Zweige aus und verästeln sich mit aufsteigenden Zweigen, die auf dem Augenschliessmuskel in die Höhe ziehen, und mit absteigenden Verzweigungen bis zum Mundwinkel. Gelegentlich trennen sich diese sensibeln Zweige schon innerhalb der Parotis vom N. facialis oder sind mit ihm überhaupt nicht verbunden. Die dritte Bahn stellt gewöhnlich ein einfacher Zweig dar, der schräg nach vorn verläuft. Seine Endäste können bis fast ans Kinn gehen und dicht vor dem Masseter sich bis an den Kieferrand erstrecken.

Der N. auriculo-temporalis hat nach unseren Präparaten zu urteilen ein sehr grosses Ausdehnungsgebiet (cfr. die Figg. 25 und 31). Wir fanden nicht nur die ganze Regio temporalis von seinen Zweigen innerviert, sondern sahen die aufsteigenden Zweige in die Regio parietalis eindringen und konnten gelegentlich seine Zweige bis in die Regio supraorbitalis und frontalis verfolgen. Anastomosen mit Zweigen der Nn. supraorbitalis, occipitalis major und minor sahen wir mehrfach. Frohses Beschreibung der Gesichtsäste kann ich durchaus beistimmen. Doch konnte ich ausserdem mehrmals einzelne feine Zweige zur hinteren Hälfte der Regio parotideo-masseterica verfolgen. In Einklang hiermit stehen die Krauseschen Fälle I, II, V (cfr. die Figuren 1, 2, 3, 7, 8, 9, 10, 14).

Der N. buccinatorius liefert nach Henle (pag. 433) ausser zu der Wangenschleimhaut auch zur Haut und Schleimhaut der Lippen sensible Zweige. Nach Schwalbe (pag. 848) liefert er auch Zweige zur Haut des Mundwinkels. Gegenbaur (l. c. pag. 441) erwähnt ausserdem noch „Zweige zur äusseren Haut der Wange bis gegen den Mundwinkel". Frohse (pag. 12) giebt an: „Der-

selbe ist beim Menschen wesentlich der sensible Ast für die Schleimhaut der Wange, des Mundwinkels und der angrenzenden Teile der Lippe. Ein ansehnlicher Zweig zieht oft gerade nach vorn zur Unterlippe und lässt auch bisweilen gut darstellbare Hautnerven hervorgehen. Dadurch tritt er mit dem N. mentalis in Wettstreit. Merkel (pag. 474) erwähnt Hautzweige überhaupt nicht, sondern lässt den Nerven nur die Schleimhaut von Wange und Lippe mit sensibeln Zweigen versorgen.

An allen unseren Präparaten waren Hautzweige des N. buccinatorius für die Regio buccalis vorhanden und konnten Zweige zum Mundwinkel und zum lateralen Teil der Ober- und Unterlippe verfolgt werden (cfr. die Figuren 25, 30, 48).

Der N. mentalis liefert nach Henle (pag. 442) Zweige zur äusseren und inneren Haut der Lippe und zur Haut des Kinns und Unterkieferrandes. Schwalbe (pag. 844), Gegenbaur (l. c. pag. 446), Merkel (pag. 475) machen die gleichen Angaben. Frohse (pag. 13) giebt für den N. mentalis als beständiges Ausbreitungsgebiet den keilförmigen Bezirk zwischen dem mittleren Teil der Unterlippe und dem Sulcus mentolabialis an. Sein Hautgebiet soll grosse Einschränkungen bald durch Cervikaläste, bald durch den N. auriculo-temporalis, bald durch beide gemeinsam erleiden. In selteneren Fällen soll der N. buccinatorius für den äusseren Lippenteil und der sensible Ast des N. mylohyoideus für die Kinnhaut in Betracht kommen.

Nach unseren Beobachtungen versieht der N. mentalis nicht nur das ganze Hautgebiet zwischen der Mundspalte und dem Kinn mit Zweigen, sondern auch die Haut lateralwärts von der Mundspalte und den lateralen Teil der Oberlippe. Von den nach der Mittellinie zu verlaufenden Zweigen treten konstant mehrere über die Mittellinie hinüber und können eine recht erhebliche Strecke auf die andere Gesichtshälfte hinauf verfolgt werden (cfr. die Figg. 25, 31, 52, 53, 54).

Der N. mylohyoideus sendet nach Schwalbe (pag. 843)

gewöhnlich einige feine Endästchen zur Haut des Kinnes und der Unterkiefergegend. Bei Gegenbaur (l. c. pag. 445) findet sich die gleiche Angabe. Nach Frohse (pag. 13) liefert er beim Menschen nur selten Hautzweige.

Ich halte die Frohsesche Angabe für richtig. Wir fanden einigemale Hautzweige des Nerven im Bereich des Kinnes.

Das allgemeine Ergebnis der bisher mitgeteilten Beobachtungen ist:

1. Das Ausbreitungsgebiet der einzelnen sensiblen Kopfnerven, sowohl der Cervikalnervenzweige als der Verästelungen des N. trigeminus ist erheblich grösser und ist im allgemeinen weiter peripherwärts ausgedehnt, als in den Handbüchern angegeben wird.
2. Es variiert an Grösse in erheblichem Masse bei verschiedenen Individuen.
3. Es variiert auf der linken und rechten Seite des Kopfes bei demselben Individuum.

Das gleiche Resultat hatten die sorgsamen Untersuchungen Frohses über die sensibeln Nerven der Kopfoberfläche.

Unsere Untersuchungen sind — wie ich schon vorher erwähnte — ohne Kenntnis der Frohseschen entstanden und mit einer anderen makroskopisch-anatomischen Methode ausgeführt. Wenn beide Untersuchungen das Gleiche ergaben, so spricht das für die Richtigkeit des Resultats.

Die noch immer weit verbreitete Annahme, dass die Nerven zu den konstantesten Bestandteilen des menschlichen Körpers gehören, hat für die sensibeln Kopfnerven jedenfalls nicht weiter Gültigkeit.

Ein näherer Vergleich zwischen den Beobachtungen Frohses und den unsrigen lehrt, dass wir fast immer die Ausstrahlungen

der einzelnen Nerven weiter verfolgen konnten als Frohse. Die von Frohse mehrfach erwähnten Einschränkungen einzelner Nervengebiete haben wir niemals so hochgradig gefunden wie er. Von einzelnen Nerven, wie z. B. dem Ramus zygomatico-facialis und dem Ramus zygomatico-temporalis, bemerkt Frohse, dass sie an seinen Präparaten fehlten. Wir haben niemals einen dieser Hauptzweige vermisst. Diese Differenzen haben gewiss zum Teil ihren Grund in individuellen Verschiedenheiten, zum Teil aber wohl auch in der verschiedenen Präparationsmethode.

Über die Präparation der Hautnerven des Kopfes macht Frohse (pag. 19) folgende Angaben: „Für die sensibeln Nerven giebt es nur drei Möglichkeiten der Präparation, die eine von innen her, vom Stamme aus zu der unversehrten Haut, und zwei sich ergänzende von aussen her unter Entfernung der Cutis. Ich habe einmal vom Ganglion Gasseri aus unter Wegbrechen des Knochens die Hauptäste der drei Stämme des Trigeminus bis zur Haut freigelegt. Indessen bietet dieses Verfahren namentlich im mittleren Teile des Gesichtes keine Vorteile, weil zuvor die Facialiszweige dargestellt werden müssen. Andererseits kann man nach sorgfältiger Entfernung der Lederhaut die Hautnerven aufsuchen. Entweder stellt man nur die Endigungen dar, soweit sie oberflächlich liegen, oder verfolgt an den grössten Ästen die einzelnen Nerven bis zu ihren Verzweigungen. Die erstere Art und Weise anzuwenden, ist für die Erkennung des wirklichen Hautgebietes eines Zweiges geboten. Allerdings läuft man Gefahr, etwas wegzuschneiden, wenn man in der Richtung, welche der gesuchte Nerv aller Wahrscheinlichkeit nach wählen müsste, nachforscht, weil sich unvermutet ein benachbarter Nerv mit gerade entgegengesetztem Verlauf ausbreiten kann. Dieses Missgeschick ist mir mehreremale auf der Schläfe beim N. zygomatico- und auriculo-temporalis vorgekommen.“ Nun, dies Missgeschick dürfte Frohse wohl auch hie und da zugestossen sein, ohne dass er es wie hier an der Schläfe bemerkte, zumal bei feineren

Nervenzweigen. Sicherlich bietet diese Methode keine Garantie für das Auffinden sämtlicher Nervenverzweigungen in dem untersuchten Bezirk. Ausserdem darf man doch die Nerven, die nach „sorgfältiger Entfernung der Lederhaut“ im Unterhautbindegewebe übrig bleiben, wohl nur als einen Rest der Hautvenenverästelungen ansehen. Ein Baum, dessen Krone gestutzt ist, liefert doch nicht das Bild des unversehrten Baumes. Mit Recht hebt Frohse (pag. 21) hervor: „Nicht die Austrittsstelle an die Oberfläche oder der Verlauf der grösseren Äste, sondern ausschliesslich die Endigungen sind für die Abgrenzung der Hautbezirke in Betracht zu ziehen“, aber er zieht nicht die Konsequenz und erhält die Endigungen. Mit der sorgfältigen Entfernung der Lederhaut entfernt er auch den grössten Teil der Endigungen, nämlich die Endigungen in den oberen Schichten der Lederhaut und in der Epidermis. Der zweiten Methode, an den grösseren Ästen die einzelnen Nerven bis zu ihren Verzweigungen zu verfolgen, misst Frohse keine Bedeutung bei für die Erkennung des wirklichen Hautgebietes. Und mit Recht! Beim Freilegen der vergrösserten Äste werden eben alle darüber gelegenen Nerven zerstört.

Frohse (pag. 19) meint, die „Gefahr, etwas wegzuschneiden“ dadurch vermeiden zu können, dass er vor der Präparation der Trigeminusäste das Gebiet der Cervikalnerven, die „sich überall mit ihren letzten Ausläufern über die Trigeminusäste erstrecken“, namentlich auf der Schläfe und in der Regio parotideo-masseterica feststellt. Durch dieses Vorgehen können wohl die in dem subkutanen Bindegewebe eingebetteten Abschnitte der Trigeminusverzweigungen aber nicht die wirklichen Hautzweige geschont werden.

Will man mit Sicherheit sämtliche Zweige eines Nerven erhalten, so muss man vom Stamm aus vorgehen; will man den Verbreitungsbezirk eines Hautnerven feststellen, so muss man die Nervenzweige in die eigentliche Haut hinein verfolgen und

in ihr präparieren, nicht aber die Haut entfernen. Merkwürdig, dass dies noch betont werden muss!

Aber auch bei diesem Vorgehen wird es wohl kaum einem Präparator, und sei er der geduldigste und geschickteste, gelingen, wirklich sämtliche Hautzweige eines grösseren Nerven darzustellen. Wer die ausserordentliche Feinheit der Nerven innerhalb der Lederhaut kennt[1]) wird das begreiflich finden. Es ist daher sehr schwer, von einem bestimmten Nerven das Hautausbreitungsgebiet durch anatomische Untersuchung genau festzustellen, ganz abgesehen davon, dass — wie schon oben betont wurde — die nicht mehr makroskopisch darstellbaren Verzweigungen der Nerven unberücksichtigt bleiben müssen und darum das Ausbreitungsgebiet immer zu klein angegeben wird.

Vorläufig vermag ich weder nach oben noch nach unten die Grösse des Hautausbreitungsgebietes auch nur eines Hautnerven abzugrenzen oder gar seine Durchschnittsgrösse anzugeben. Trotzdem erscheinen mir die oben gemachten speziellen Mitteilungen nicht wertlos als erste Grundlage für eine Anatomie der Hautnerven, weil sie zeigen, worauf bei späteren Untersuchungen hauptsächlich zu achten sein wird.

Ist es mir bisher auch nicht möglich, sichere Angaben über die Grösse des Ausbreitungsgebietes der einzelnen Hautnerven des Kopfes zu machen, so kann ich doch mit Bestimmtheit die Richtigkeit des zweiten oben angeführten allgemeinen Resultates behaupten: Es variiert die Grösse des Ausbreitungsgebietes der einzelnen sensibeln Kopfnerven individuell in erheblichem Masse.

[1]) In den beigegebenen Figuren 35—54 sind die letzten Verzweigungen der Nerven viel zu stark gezeichnet. Es ist nicht möglich, sie so fein zu zeichnen, wie sie in Wirklichkeit sind.

Über doppelt oder mehrfach innervierte Bezirke der Kopfhaut.

In den schon mehrfach citierten Figg. 27, 33, 23, 29, 24, 30, 25, 31 habe ich für die Cervikalnervenzweige und die drei Trigeminusäste das Ausbreitungsgebiet in der Kopfhaut schematisch in der Weise veranschaulicht, dass ich die Partien, die in allen unseren Präparaten konstant von den betreffenden Nerven versorgt wurden durch Schraffierung bezeichnete, die Partien, die nur in einzelnen Präparaten von dem betreffenden Nerven innerviert wurden, durch Punktierung bezeichnete. In den Figg. 26 und 32 habe ich alsdann die Ausbreitungsgebiete aller drei Trigeminusäste eingezeichnet. Aus diesen beiden Bildern ergiebt sich, dass gewisse Hautbezirke des Gesichtes nur von einem Trigeminusaste Zweige erhalten, andere dagegen von zwei oder gar von allen drei. Lässt man das durch Punktierung als inkonstant bezeichnete ausser Betracht und berücksichtigt nur die konstant innervierten Bezirke, so zeigt sich, dass an allen Präparaten die Nase und die Augenlider von den Nn. ophthalmicus und maxillaris, die lateralen Teile der Lippen von den Nn. maxillaris und mandibularis, der vorderste Teil der Schläfenregion von den Nn. ophthalmicus und maxillaris, ein etwa senkrecht stehendes streifenförmiges Gebiet ungefähr in der Mitte der Schläfengegend von den Nn. maxillaris und mandibularis innerviert werden.

In den Figg. 28 und 34 habe ich das konstante Ausbreitungsgebiet des N. trigeminus durch schwarze Schraffierung, das inkonstante durch schwarze Punktierung, das konstante Gebiet der Cervikalnerven durch rote Schraffierung, das inkonstante Gebiet durch rote Punktierung bezeichnet. An allen Präparaten war, wie diese Zeichnungen lehren, eine breite streifenförmige Zone, die am Scheitel beginnt, die mittleren Teile der Regio

parietalis und temporalis einnimmt, vor dem Ohr herabsteigt und durch die Regio buccalis und parotideo-masseterica zum Kieferrand zieht, gleichzeitig vom N. trigeminus und Cervikalnervenzweige innerviert. Nach Exstirpation des Ganglion semilunare dürfte diese Zone niemals vollkommen anästhetisch sein. In allen Krauseschen Fällen, in denen die durchschnittenen Cervikalnervenzweige sich bereits regeneriert haben (cfr. die Figg. 3, 5, 6, 12, 13) und im Falle A (cfr. die Figg. 19 und 21) zeigte, wie zu erwarten war, dieser Bezirk nur abgeschwächte oder nahezu normale Sensibilität. Beobachtungen wie in Krauses Fall III (cfr. die Figg. 5 und 12) erklären sich leicht daraus, dass hier die Cervikalnerven weiter nach vorn sich ausdehnten, wie Frohse und wir dies ja wiederholt beobachtet haben.

Was durch diese schematischen Zeichnungen veranschaulicht wird, entspricht dem bei der Präparation Beobachteten. Die Endgebiete benachbarter Nerven sind nicht scharf gegen einander abgegrenzt. Gelangt man bei der Präparation eines Hautnerven in die peripherische Zone seines Ausbreitungsgebietes, so bekommt man feinste Nervenfädchen zu Gesicht, die nicht zu diesem Nerven gehören, sondern aus der Nachbarschaft herkommen. Sie kreuzen die Endzweige oder ziehen an ihnen vorbei in das fremde Gebiet hinein.

Diese Beobachtungen stehen im Widerspruch mit allen bisherigen Angaben[1]).

Auch Frohse, der in so vielen Beziehungen über seine Vorgänger hinaus gekommen war, hält an der althergebrachten Ansicht fest und zieht zwischen den benachbarten Nerven eine scharfe Grenze. In Fig. 6 der Taf. III seiner Arbeit giebt er ein „Schema der häufigsten Hautversorgung“, das sich von den bekannten Schemata von Heiberg, Merkel u. a. nur durch

[1]) In Betreff der im Prinzip mit unseren Beobachtungen übereinstimmenden Darstellung von Thane in Quains Elements of Anatomy habe ich mich schon oben geäussert.

einen etwas anderen Verlauf der Grenzlinie zwischen den Hauptnervengebieten unterscheidet. Ausserdem bildet Frohse in Fig. 9 derselben Tafel die „sicheren und wechselnden Hautgebiete" ab. Das sichere Hautgebiet ist dasjenige, welches einem Nerven „ein für alle male" zugehört, das wechselnde dasjenige, in dem die benachbarten Nerven „sich gegenseitig den Rang streitig machen". Ein Hautabschnitt mit wechselndem Gebiet kann bald von diesem, bald von jenem Nerven innerviert werden. Von einer gleichzeitigen Innervation eines Gebietes durch zwei Nerven ist nirgends die Rede. Die unzureichende Methode Frohses ist Schuld daran, dass diese nicht erkannt wurde.

Neben der allgemeinen Feststellung der Thatsache, dass gewisse Zonen der Kopfhaut doppelt oder mehrfach innerviert werden, kam es mir aber auch darauf an, diese Zonen genauer zu bestimmen und festzustellen, welche speziellen Nerven an ihrer Versorgung beteiligt sind.

Der Ausführung dieses Vorhabens stellte sich die grosse Variabilität des Ausbreitungsgebietes der einzelnen Kopfhautnerven als ein schwer überwindbares Hindernis entgegen.

Wenn man über die Lage der peripheren Zone eines Nerven nichts weiss — und darüber kann man im allgemeinen nicht Bestimmtes wissen, weil das Endgebiet der Nerven eine so wechselnde Ausdehnung hat — so kann man auch nicht mit irgend welcher Sicherheit diejenigen Nachbarnerven bestimmen, welche an der Innervation dieser peripherischen Zone beteiligt sind. Es bleibt nichts übrig als eine vollständige Präparation aller in Frage kommender Nerven. Durch schrittweises Vordringen gegen die Peripherie des Ausbreitungsgebietes der sämtlichen Nerven erreicht man sein Ziel, wenn man ausser der nötigen Ausdauer und Geschicklichkeit auch das Glück hat, alle die gerade in Betracht kommenden überaus feinen Nervenfäden in den zahllosen Fährlichkeiten der tagelangen Präparation unversehrt zu erhalten.

Verhältnismässig einfach ist es dagegen, die Innervation solcher Hautstellen zu studieren, bei denen eine mehr oder weniger deutliche natürliche Grenze gegen das Nachbargebiet vorhanden ist, weil man es hier nur mit den kleinen, gerade in dies Gebiet eindringenden Nerven zu thun hat und auf diese die ganze Aufmerksamkeit konzentrieren kann.

Eine solche natürliche Grenze bildet die Mittellinie zwischen den gleichnamigen Ästen des N. trigeminus und der Cervikalnerven. Als natürliche Grenze zwischen den Gebieten der Nn. ophthalmicus und maxillaris kann die Lidspalte und eine horizontal von den Lidwinkeln ausgehende Linie angesehen werden. Die Mundspalte und die von dem Mundwinkel aus gezogene horizontale Linie scheidet das Gebiet des N. maxillaris von dem des N. mandibularis. Jedes Überschreiten dieser Grenzlinien durch einen Nerven beweist, dass das jenseits derselben gelegene Gebiet doppelt innerviert wird.

Die Innervation des Hautstreifens neben der Mittellinie, die Nerven der Lippen und des Mundwinkels und die Nerven der Augenlider habe ich mit Unterstützung der Herren Funke und Mertens in den letzten drei Jahren sehr eingehend studiert. Herr Dr. E. Funke, der mir bei der Feststellung des Ausbreitungsgebietes der Kopfnerven mit ebenso grossem Eifer als Erfolg behilflich war, hat sich besonders mit den die Mittellinie passierenden Zweigen der Nn. maxillaris und mandibularis und mit den Nerven der Lippen und des Mundwinkels beschäftigt. Herr cand. med. V. Mertens hat mit grosser Virtuosität die Nerven des an die Mittellinie des Kopfes, Halses und Rumpfes angrenzenden Hautbezirks präpariert, ferner eine Reihe musterhafter Präparate von den Lidnerven hergestellt. Die Arbeiten beider Herren wurden unter meiner beständigen Kontrolle ausgeführt. Ich selbst habe, bevor ich den beiden Herren die Untersuchungen übertrug, mehrfach Veranlassung gehabt, die erwähnten Nervengebiete selbst zu präparieren und habe auch

noch in letzterer Zeit eine ganze Anzahl von Präparaten gefertigt, um über einzelne zweifelhafte Punkte ins Klare zu kommen.

Bei diesen Präparationen haben wir uns nicht damit begnügt, nur von einem Gebiete aus die Nerven über die Grenzlinie hinaus in das Nachbargebiet hinein zu verfolgen, sondern wir haben stets von beiden Gebieten aus die Nerven bis in das Nachbargebiet verfolgt. Wenn die Nachbarnerven sich überkreuzen, so ist damit zugleich der Beweis geliefert, dass die Grenzlinie nicht etwa falsch gelegt wurde, was sehr leicht geschehen kann. Wir haben uns ferner stets davon überzeugt, dass die Nerven nicht in das Ausgangsgebiet zurückkehren, also nur schlingenförmig über die Grenzlinie hinüber fassen, indem wir die über die Grenzlinie ziehenden Nerven möglichst weit peripherwärts verfolgten.

Nicht selten sind Anastomosen von Nervenzweigen benachbarter Gebiete in der Grenzlinie. Zweigten sich von diesen Anastomosen bald Seitenästchen ab, so versuchten wir unter dem Mikroskop über den Faserverlauf ins Klare zu kommen. Mehrere Male gelang es nachzuweisen, dass die Nervenbündel durch die Anastomosen hindurch zum Nachbargebiet zogen.

Über das Verhalten der Hautnerven in der Mittellinie des Kopfes.

„Jede Nervenfaser (mit Ausnahme des N. opticus) endigt auf derjenigen Körperseite, auf welcher sie das Centralorgan verlassen hat (von den asymmetrischen Eingeweiden natürlich abgesehen).“ Dieser Satz aus W. Krauses allgemeiner und mikroskopischer Anatomie (pag. 468) hat meines Wissens niemals einen Widerspruch erfahren, drückt er doch etwas allgemein als selbstverständlich Geltendes aus. Nur Henle (pag. 383) sagt mit einer gewissen Reserve: „die peripherischen Nerven . . . .

überschreiten in den vom Cerebrospinalsystem versorgten Körperteilen in der Regel nicht die Medianebene."

Ich selbst weiss seit Jahren, dass diese Annahme falsch ist. Die Mittellinie des menschlichen Körpers[1]) wird von Hautnerven überschritten. Bei niederen Tieren ist das Gleiche der Fall. Vor kurzem erwähnte Nussbaum[2]), dass beim Frosche die Nerven der einen Körperhälfte in die andere übertreten.

Besonders bemerkt sei, dass Thane, der einzige Anatom, der bisher angegeben hat, dass längs der Grenze eines jeden Hautnervenbezirks eine Region vorhanden ist, die von beiden Nerven versorgt wird, dies Überschreiten der Mittellinie nicht erwähnt.

Die Zweige, die sich an der Innervation des an die Mittellinie stossenden Hautstreifens beteiligen, stammen in den vorderen Teilen der Occipitalregion, auf dem Scheitel und der Stirn von dem Nn. occipitalis-major, N. supraorbitalis, Ramus frontalis und von den Nn. supra- und infratrochlearis, bezw. den Ästchen, die aus ihrer Anastomose hervorgehen; auf der Nase von den Nn. supra- und infratrochlearis, vom Ramus nasalis externus und N. infraorbitalis; an der Oberlippe vom N. infraorbitales; an der Unterlippe und am Kinn von den Nn. mentalis und mylohyoideus und von Cervikalnervenzweigen; in dem hinteren Teil der Occipitalregion und in der Nackengegend von dem N. occipitalis major und dem Ramus posterior n. cervicalis III.

Wir haben von sämtlichen genannten Zweigen eine mehr

[1]) und zwar die des Halses und Rumpfes ebenso wie die des Kopfes, wie ich vor kurzem (R. Zander, Über das Verhalten der Hautnerven in der Mittellinie des menschlichen Körpers. Sitzungsberichte der biologischen Sektion der physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg i. Pr. 28. Januar 1897) mitgeteilt habe.

[2]) M. Nussbaum, Über den Verlauf und die Endigung peripherer Nerven Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in Basel 1895, pag. 26 bis 30 und: Nerv und Muskel. 1. Mitteilung. Archiv für mikroskopische Anatomie, 47. Bd., 1896, pag. 416—446.

oder weniger grosse Zahl von feinen Fädchen zur Mittellinie und vereinzelte Fädchen auch über die Mittellinie hinaus auf die entgegengesetzte Seite verfolgen können. Die Figg. 37, 38, 39 zeigen solche die Mittellinie überschreitenden Zweige der Nn. supra- und infratrochlearis, die Figg. 49, 50, 51 Zweige des N. infraorbitalis, die Figg. 52, 53, 54 Zweige des N. mentalis, Fig. 36 Zweige des N. occipitalis major und Fig. 35 Zweige des Ramus posterior n. cervicalis III. Diese Zweige sind in Wirklichkeit viel feiner als sie in den Zeichnungen wiedergegeben werden konnten. In den Figg. 29—34 ist schematisch das Hinübertreten der Nerven über die Mittellinie veranschaulicht worden.

Es gelang nicht immer gleich am ersten Präparat diese Nerven darzustellen, aber doch stets bei fortgesetzten Bemühungen. Ich glaube nicht, dass die Präparate, an denen diese Fädchen nicht gefunden wurden, sie nicht enthielten. Ich nehme vielmehr an, dass sie bei sorgfältigerer und vorsichtigerer Präparation gefunden worden wären. Die Misserfolge wurden um so seltener, je grösser unsere Übung im Isolieren der Nerven und im Erweichen des Bindegewebes wurde.

Wenn die Nervenfädchen sich der Mittellinie nähern, so sind sie bereits von einer ausserordentlichen Feinheit. Sie müssen aber eine erhebliche Strecke weiter isoliert werden, wenn das Präparat wirklich als Beweis für das Überschreiten der Mittellinie dienen soll, besonders dann, wenn das Fädchen die Mittellinie unter einem sehr spitzen Winkel kreuzt (cfr. Figg. 38, 51).

Eine weitere Schwierigkeit für die Präparation erwächst daraus, dass die feinen Nervenästchen vor dem Übertritt über die Mittellinie von Verzweigungen der Nachbarfädchen über- oder unterkreuzt werden. Alles kann man nicht konservieren, und, durchschneidet man ein Fädchen, so hat man vielleicht gerade das durchschnitten, das die Mittellinie passiert, während

das bisher verfolgte kurz vor der Mittellinie verschwindet oder in eine andere Richtung umbiegt.

Es ist demnach eigentlich selbstverständlich, dass eine Angabe über die Zahl der übertretenden Nerven in einem bestimmten Gebiet ebenso wenig möglich ist, wie eine Angabe, ob die Zahl der übertretenden Nerven in den verschiedenen Abschnitten wechselt. Dennoch habe ich den Eindruck, als wenn in der behaarten Kopfhaut diese Zahl geringer ist als in der Gesichtshaut, obgleich ich zugeben muss, dass der Grund dafür in der leichteren Isolierbarkeit der Nerven in der zarteren Gesichtshaut liegen könnte.

Ebenso wichtig, wie die Zahl und das Zahlenverhältnis der übertretenden Nerven zu kennen, wäre es zu wissen, wie weit die Nerven auf der anderen Körperseite sich ausbreiten. Natürlicherweise wird es von der Beschaffenheit des Präparates und der Geschicklichkeit des Präparators abhängen, ein wie grosser Teil dieser Strecke isoliert wird. Es kommt aber auch darauf an, ob die übertretenden Nerven unter rechtem oder unter spitzem Winkel die Mittellinie überschreiten und weiter verlaufen. Im ersten Falle wird bei gleicher Länge des Nerven die doppelt innervierte Zone eine grössere Breite haben und darum grösser erscheinen als im zweiten Fall.

Dass wir in der behaarten Kopfhaut im allgemeinen die Nerven nicht so weit wie in der Gesichtshaut über die Mittellinie hinaus verfolgen konnten (vgl. die Figg. 35 und 36 mit den Figg. 37, 38 und 49—54), könnte an der schwierigeren Präparation der Kopfhaut liegen. Es ist mir dies aber nicht wahrscheinlich. Ich habe vielmehr den Eindruck, dass die Nerven im Gesicht durchweg die Mittellinie weiter überschreiten als in der behaarten Kopfhaut.

Im Gesicht scheint es wiederum besonders die Nase zu sein, die in erheblicher Breite durch Nerven beider Körperhälften innerviert wird. Sowohl die Zweige der Nn. supra- und infra-

trochlearis und des Ramus nasalis externus als auch die Zweige des N. infraorbitalis beider Seiten beteiligen sich an der Innervation der Nasenhaut, so dass diese, besonders in der Nähe der Spitze, zu den am reichlichsten innervierten Gesichtsabschnitten gehört. Nach den Untersuchungen von E. H. Weber[1]) gehört die Nasenspitze bekanntlich zu den Körperteilen mit sehr feinem Ortssinn. Im Gesicht besitzt nur der rote Teil der Lippen einen noch etwas feineren Ortssinn.

Die Sensibilitätsprüfungen nach Entfernung des Ganglion semilunare ergaben in den Krauseschen Fällen (vgl. die Figg. 1—14), dass auf der Seite der Operation ein an die Mittellinie grenzender schmaler Hautbezirk empfindlich war. Das Gleiche zeigt auch mein Fall A (cfr. die Figg. 18—21). Krause, der in seiner älteren Publikation (Die Physiologie des Trigeminus etc. 1895) dies durch Hineinwachsen der Nervenfasern vom Trigeminus der anderen Seite erklären wollte, führt dies in seiner Monographie über die Trigeminusneuralgie (1896) im Anschluss an meine Beobachtungen auf das Vorhandensein der intakten von den Nerven der anderen Seite herstammenden Fasern zurück.

Die sensibeln Nerven der Lippen und des Mundwinkels.

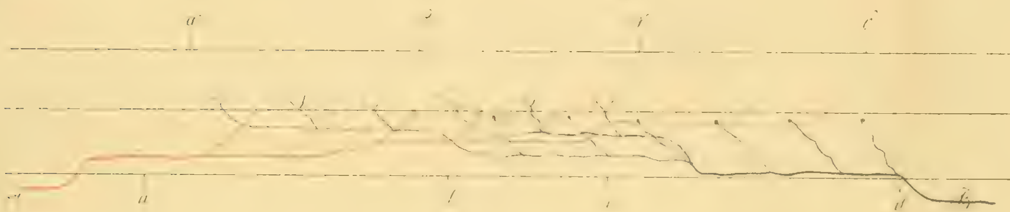
Die Mehrzahl der anatomischen Handbücher lehrt, dass die Oberlippe vom N. infraorbitalis, die Unterlippe vom N. mentalis die Hautnerven empfängt. Von einzelnen Autoren werden ausserdem noch die Nn. buccinatorius und auriculotemporalis als mitbeteiligt an der Innervation dieser Teile angeführt. Der N. buccina-

1) E. H. Weber, Annotationes anatomicae, pag. 149. Handwörterbuch der Physiologie III. Bd., 2. Abt., pag. 524. Berichte der sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften 1852, pag. 85.

57

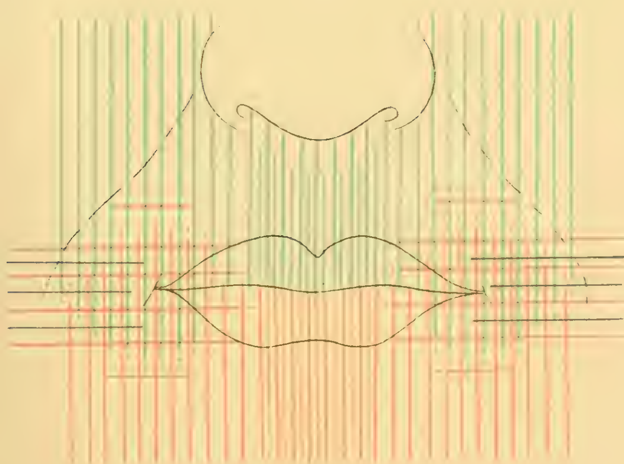
58

59

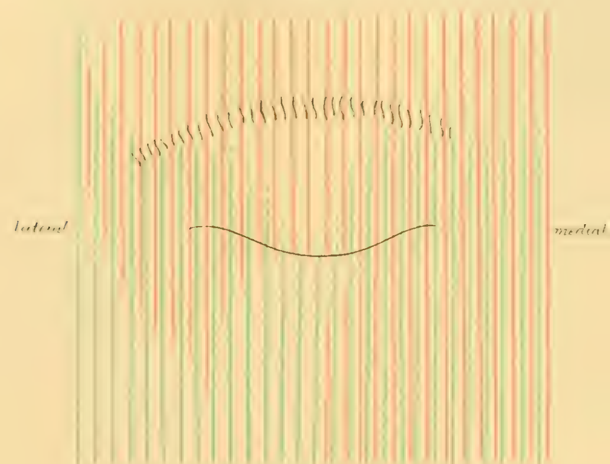


60

55



56



Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Lith. u. Druck d. Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg

torius, der sensible Nerv für die Schleimhaut der Wange und der Lippen, giebt nach Henle (pag. 433) auch zur Haut der Lippe sensible Zweige. Schwalbe (pag. 848) lässt diesen Nerven auch die Haut des Mundwinkels innervieren. Gegenbaur (l. c. pag. 441) und Thane (l. c. pag. 246) bemerken, dass er Zweige zur äusseren Haut der Wange bis gegen den Mundwinkel liefert. Frohse (pag. 12) erwähnt einen ansehnlichen Zweig des Nerven, der zur Unterlippe zieht und bisweilen gut darstellbare Hautnerven hervorgehen lässt. Nach Frohse soll auch der N. auriculo-temporalis Fasern bis zum Mundwinkel schicken.

Nach unseren Untersuchungen verhält sich die Innervation der Lippen und des Mundwinkels folgendermassen:

Die nach unten ziehenden Zweige des N. infraorbitalis zerfallen durch fortgesetzte Teilung in Büschel, die sich fächerartig gegen den Nasenflügel und die Oberlippe hin ausbreiten. Die medialsten der Lippennerven wenden sich unter dem Nasenflügel weg, verlaufen durch das Philtrum und konnten an unseren Präparaten eine erhebliche Strecke über die Mittellinie hinaus verfolgt werden (cfr. die Figg. 49, 50, 51). Ein medianer Bezirk des roten Saumes der Oberlippe bis zu 2,5 cm Breite erhielt an unseren Präparaten Zweige vom linken und rechten N. infraorbitalis (cfr. Fig. 55). Thatsächlich wird die doppelt innervierte Zone erheblich grösser als in den Präparaten anzunehmen sein. Dieser mediane Bezirk ist infolge der doppelten Innervation ganz besonders reich an Nerven.

Die lateralen Bündel der Oberlippennerven streben gegen den Mundwinkel hin, breiten sich auch zur Seite des Mundwinkels aus in einem Gebiet von etwa 1 cm Breite. Aus diesem Gebiet konnten an mehreren Präparaten auch einzelne medialwärts in die Unterlippe umbiegende Fädchen verfolgt werden (cfr. Fig. 48).

Ganz gleichartig verhalten sich die Rami labiales inferiores des N. mentalis. Spitzwinklig in eine grosse Zahl von Zweigen

zerfallend streben sie zur Lippe empor. Die medialsten Zweige treten über die Mittellinie hinüber und breiten sich jenseits derselben aus, Ein medialer Bezirk des roten Saumes der Unterlippe bis zu 1,5 cm Breite wurde vom linken und rechten N. mentalis versorgt (cfr. die Figg. 52—55) gefunden.

Die lateralsten Zweige der Unterlippennerven reichen über den Mundwinkel hinaus und verästeln sich zu seiner Seite in einem etwa 1 cm breiten Gebiet. Einzelne dieser Fädchen biegen medialwärts um in die Oberlippe hinein (cfr. Fig. 48). Es erhalten also der Mundwinkel und die lateralen Teile der Ober- und Unterlippe Zweige von den Nn. infraorbitalis und mentalis.

Ausserdem sahen wir an jedem Präparat Zweige des N. buccinatorius zur Haut des Mundwinkels und der lateralen Teile der Lippe ziehen und ich glaube diese Zweige als konstant betrachten zu dürfen. Für inkonstant dagegen möchte ich vorläufig die von uns nur einzelne Male nachgewiesenen Zweige des Gesichtsastes des N. auriculo-temporalis und die Zweige des N. auricularis magnus zum Mundwinkel halten.

Jedenfalls ist die Versorgung der Lippen mit Nerven eine ganz ausserordentlich reiche.

Zum Lippenrot treten, das ist sehr leicht zu zeigen, mehr Nerven als zu den nicht rot gefärbten Teilen der Lippen.

Dies anatomische Ergebnis erklärt die physiologische Beobachtung E. H. Webers (l. c.), dass die Lippenhaut, besonders die rot gefärbte, zu den sensibelsten Hautpartien gehört.

Nach Exstirpation des Ganglion semilunare und nach vollständiger Resektion der Nn. maxillaris und mandibularis (Fall A) ist der mediale Bezirk der Lippen stets empfindlich. Es ist das eigentlich selbstverständlich, da er ja reichlich Nervenzweige von der anderen Seite erhält. Der laterale Teil der Lippen und der Mundwinkel verhielt sich in den Krauseschen Beobachtungen verschieden. Diese Teile waren kurze Zeit nach der Operation völlig anästhetisch in den Fällen I (cfr. Figg. 1, 8), II (cfr. Figg.

2, 9), V (cfr. Figg. 7, 14), zeigten dagegen nur herabgesetzte Empfindlichkeit im Falle III (cfr. Figg. 4, 11). Im Falle III waren also jedenfalls Cervikalnervenzweige an der Innervation dieser Bezirke mitbeteiligt.

Die sensibeln Nerven der Augenlider.

Über die Herkunft der Lidnerven und über ihre gröberen Verzweigungen — die feineren Verzweigungen sind nicht ein Objekt für makroskopische Präparation und sollen hier nicht in Betracht gezogen werden — lauten die Litteraturangaben nicht übereinstimmend.

Henle (pagg. 402, 409, 418) macht folgende Angaben: Der N. frontalis giebt öfters einen quer lateralwärts ziehenden Zweig zum Tarsalteil des oberen Lides. Der N. supraorbitalis sendet beständig in der Gegend der Augenbraue einen einzigen Zweig, N. palpebralis, in transversaler Richtung lateralwärts zur Haut des Augenlides. Aus der Schlinge zwischen den Nn. supra- und infratrochlearis gehen medialwärts Fäden zur Haut des medialen Augenwinkels, lateralwärts zum Tarsalteil des oberen Lides. Der obere Ast des N. lacrimalis verbreitet sich im oberen Augenlid. Aus der Schlinge zwischen seinem unteren Ast und dem Ramus zygomatico-temporalis treten Fasern zur Haut des oberen Lides. Der N. infraorbitalis liefert Zweige für das untere Augenlid.

Nach Schwalbe (pagg. 826, 827, 834 und Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane pag. 250) stammen die sensibeln Nerven der Augenlider für das obere Lid grösstenteils aus dem Nn. supraorbitalis und frontalis und für das untere aus dem N. infraorbitalis; nur das Gebiet des medialen Lidwinkels wird aus der Verbindung der Nn. supra- und infratrochlearis, das des lateralen Augenwinkels vom N. lacrimalis versorgt.

Heiberg (l. c. Erklärung der Tafel III) sagt: „Durch den N. infratrochlearis, einen Zweig des N. naso-ciliaris und durch den N. lacrimalis innerviert der erste Ast des Trigeminus das obere

Augenlid[1] ... Der N. supramaxillaris innerviert durch die Nerven, N. orbitalis, Nn. palpebrales inferiores, Nn. nasales subcutanei, Nn. labiales superiores das untere Augenlid, den grössten Teil der eigentlichen Wange und die unteren Seitenteile der Nase, ferner die Oberlippe."

Frohse (pag. 10) erklärt die inneren beiden Drittel des oberen Augenlides für das sichere Innervationsgebiet des N. ophthalmicus. Das äussere Drittel, das gewöhnlich (z. B. auch von Sappey und Testut) dem N. lacrimalis zuerteilt wird, soll nach Frohse diesem nur selten zukommen. Gewöhnlich gehört es dem N. supraorbitalis, im Lidteil auch dem N. frontalis an und zwar so, dass die laterale Ecke noch von Zweigen des N. zygomaticus versorgt wird. Die Einbusse, die der erste Ast im lateralen Teile des oberen Lides erleidet, wird dadurch wett gemacht, dass häufig ein Stück des medialen Teiles des unteren Lides unter seinem Einfluss steht.

Die eingehendsten Angaben über die Nerven der Lider hat Merkel (pagg. 205 und 206 und früher in Graefe-Saemisch, Handbuch der Ophthalmologie, I. Bd., pag. 125 u. ff.) gemacht. Aus der Anastomose zwischen den Nn. supra- und infratrochlearis „gehen Zweige hervor, welche die Haut um den medialen Lidwinkel herum versorgen. Ihr Verbreitungsbezirk reicht lateralwärts bis auf den Tarsus des oberen Lides, medianwärts bis auf die Seitenfläche der Nase, unten bis über das Lidband herab, oben bis über die Braue auf die untere Stirngegend hinauf .... In seiner grössten Ausdehnung und in seiner ganzen Höhe wird das obere Lid von Zweigen versorgt, welche als Nn. palpebrales vom N. frontalis und supraorbitalis abgehen. Das eine Mal sind diese Zweige vom ersten, das andere Mal vom zweiten dieser

[1]) Durch die Nn. frontalis, supraorbitalis und supratrochlearis innerviert nach Heiberg der N. ophthalmicus die ganze Haut der Stirn und des Scheitels bis nach der Lambdanaht hin. Zweige dieses Nerven zum oberen Lid erwähnt Heiberg nicht.

Nerven stärker. Da die Austrittsstelle dieser Nerven aus der Orbita weit medianwärts liegt, so müssen die kleinen Stämmchen der Nn. palpebrales superiores immer einen anfänglich lateral gerichteten Verlauf haben, um schliesslich im Bogen abwärts ziehend, ihren Endbezirk zu erreichen. Über dem freien Lidrand bilden in der Nähe des Arcus tarseus die einzelnen Stämme festonartige Anastomosen, von denen die letzten feinen Ästchen abgehen. Auch der letzte Ast des Ophthalmicus der N. lacrimalis sendet einige Zweige aus der Orbita heraus nach der Haut. Dieselben erscheinen dicht über dem lateralen Augenwinkel. Sie sind höchstens zwei bis drei an Zahl, werden bei der Präparation von vorn schwer gefunden und gehören, genau genommen, nicht mehr zu den Nerven des Lides, da sie sich lateralwärts und meist etwas aufwärts wenden, um die Haut der Schläfe in der Gegend der Sutura zygomatico-frontalis zu versorgen. Das untere Augenlid bekommt seine Gefühlsnerven von dem aus dem Foramen infraorbitale in das Gesicht austretenden N. infraorbitalis. Unmittelbar nach dem Austritt verlässt ihn ein kleiner Ast, welcher sich sogleich in mehrere Zweige spaltet, die sich, aufwärts laufend, über das ganze untere Lid verteilen, in dessen Haut sie endigen. Die lateralen Endigungen dieser Nerven greifen nicht über das Lid selbst hinaus, indem jenseits die Haut schon durch die Endigungen des Ramus malaris des N. orbitalis versorgt ist, die medialsten Äste aber strahlen noch auf die Seitenfläche der Nase aus."

Man nimmt also an, dass das obere Lid von den Zweigen des N. ophthalmicus, das untere von den Zweigen des N. infraorbitalis innerviert wird. Nur Frohse teilt dem N. ophthalmicus einen kleinen Teil des unteren Lides am medialen Winkel, dem N. zygomaticus dagegen einen Teil des oberen Lides am lateralen Winkel zu.

Unsere Präparationen führten zu einem völlig anderen Resultate:

Der N. supraorbitalis und sein Ramus frontalis senden gegen den Rand des oberen Lides sich fortgesetzt spitzwinkelig teilende Zweige, die die Haut der Pars orbitalis und der Pars tarsalis des oberen Lides innervieren. Es hängt von der bekanntlich sehr wechselnden Stärke des Ramus frontalis ab, ob das Lid von ihm oder vom N. supraorbitalis mehr Nerven erhält. In der Mehrzahl der Fälle lieferte beide Nerven etwa die gleiche Zahl von Fasern (cfr. die Figg. 44—46). Niemals sah ich, wie das Merkel (pag. 205 und Grafe-Saemisch, Handbuch pag. 127) abbildet nur den Ramus frontalis Zweige zum oberen Lid liefern. Ich bezweifele es nicht, dass eine solche Anordnung der Nerven vorkommt, halte sie aber nicht für so häufig, dass ich sie als Paradigma gelten lassen möchte. Die Richtung, in der die Nerven von der Austrittsstelle in der Orbita zum Lidrand verlaufen, ist von Merkel richtig wiedergegeben. Dagegen sind die Lidnerven viel zu dick gezeichnet. Die Nerven teilen sich unter spitzem Winkel bereits im Orbitalteil und im oberen Bezirk des Tarsalteils (cfr. die Figg. 44 und 45) und geben auf ihrem ganzen Verlauf Fäserchen an die Lidhaut ab. Dass die Teilung der Nerven nur im unteren Abschnitt des Tarsalteiles erfolgt, wie es Merkel abbildet, konnte an unseren Präparaten nicht beobachtet werden. Über dem freien Lidrand in der Nähe des Arcus tarseus sollen nach Merkels Angaben die einzelnen Stämme festonartige Anastomosen bilden. Ich kann auch dies nicht bestätigen. Hin und wider kommt wohl eine Anastomose zwischen benachbarten Nerven vor, meistens aber werden solche Anastomosen nur dadurch vorgetäuscht, dass die Verzweigungen benachbarter Nerven sich überkreuzen. Es erweisen das auch die Bilder, die Bach[1]) jüngst von den Lidnerven des Menschen mittelst der Golgi-Cajalschen Methode gewann. In der Nähe des Lidrandes überkreuzen sich die feinen

[1]) Ludwig Bach, Die Nerven der Lider beim Menschen. Archiv für Augenheilkunde, XXXIII. Bd., 1896, pag. 159 und 160. 2 Tafeln.

Nervenbündel reichlich und bilden dann unmittelbar am freien Lidrand durch ihre Endarborisationen das „Lidrandgeflecht“.

Von den Nn. supra- und infratrochlearis bezw. von ihrer zwar sehr häufigen, jedoch nicht ganz konstanten Anastomose werden die Nerven für den medialen Lidwinkel und den medialen Abschnitt nicht nur des oberen sondern auch des unteren Lides geliefert. Zunächst ziehen einige Fäden in einem nach aussen offenen Bogen zum medialen Teil des oberen Lides (cfr. die Figg. 40—43). Unter wiederholter spitzwinkliger Teilung erreichen sie den medialen Lidwinkel und, nach Überkreuzung der am meisten medial gelegenen Zweige des Ramus frontalis, den freien Lidrand. Die Grösse des von diesem Nerven versorgten Abschnittes des oberen Lides war sehr wechselnd und schien von der Stärke des Ramus frontalis abhängig zu sein. Den Orbitalteil des Lides lassen sie fast vollkommen frei und breiten sich nur in der Haut des Tarsalteiles aus. Medialwärts von diesen für das obere Lid bestimmten Fädchen steigen dann einzelne Zweige in leicht bogenförmigem Verlauf am inneren Lidwinkel vorbei zur Seitenfläche der Nase hinab. Diese liefern zahlreiche äusserst feine Fädchen, die sich in der Haut seitlich vom Lidwinkel verästeln und ausserdem ganz konstant einen oder mehrere Hautästchen für das untere Lid (cfr. die Figg. 40, 41, 42). Bei vorsichtiger Präparation kann man diese Lidästchen in ganz erheblicher Ausdehnung freilegen. Fig. 41 bildet einen Fall ab, in dem das stärkste dieser Lidästchen bis etwa zur Mitte des unteren Lidrandes verfolgt wurde. An dieser Stelle verhinderte ein Hordeolum die weitere Präparation. Der Zusammenhang des Ästchens mit den gröberen Nerven und die mikroskopische Untersuchung desselben nach Beendigung der Präparation schliessen einen Irrtum aus.

Der viel umstrittene N. lacrimalis liefert Hautzweige zum lateralen Augenwinkel und für den lateralen Teil des oberen und unteren Lides. Die Ausbildung dieses Nerven ist eine recht

wechselnde. Mit einem oder mehreren Zweigen tritt der Nerv, nach Abgabe seiner Äste zur Thränendrüse, aus der Orbita hervor. Ein stärkerer Zweig wendet sich lateralwärts und steigt am lateralen Ende der Augenbraue vorbei empor. Ein etwas stärkerer oder mehrere feinere Fädchen treten in lateralwärts konvexem Bogen in das obere Lid ein und geben Ästchen zur Haut des Orbital- und Palpebralteiles des lateralen Drittels des oberen Lides (cfr. die Figg. 41, 44, 45, 46). Diese Ästchen überkreuzen die lateralen Lidzweige des N. supraorbitalis (cfr. Fig. 44). Sehr leicht gelingt es auch Fädchen zum lateralen Lidwinkel und zu der seitlich daranstossenden Haut freizulegen. Unter diesen finden sich einzelne, die unter den Lidwinkel hinabsteigen und dann medialwärts zum untern Lid umbiegen. Durch die Anastomose zwischen dem unteren Ast des N. lacrimalis und dem Ramus zygomatico-temporalis gelangen Fasern aus dem zweiten Trigeminusast in die Bahn des N. lacrimalis. Man könnte demnach annehmen, dass die dem unteren Lide durch den N. lacrimalis zugeführten Fasern aus dem zweiten Trigeminusast stammen. Anatomisch ist die Sache nicht zu entscheiden, ich werde aber sogleich eine klinische Beobachtung mitteilen, aus der sich ergiebt, dass der N. lacrimalis Fasern des ersten Trigeminusastes für das untere Lid enthält.

Der N. infraorbitalis sendet eine wechselnde Anzahl von Nn. palpebrales inferiores zum unteren Lid. In manchen Fällen entstanden diese durch Teilung aus einem grösseren lateralen und einem grösseren medialen Nerv, wie es Merkel (pag. 205 und Graefe-Saemisch Hdb. pag. 127) abbildet, bald aus der Teilung eines einzigen, sich wiederholt spitzwinklig teilenden Nerven. Niemals sahen wir so dicke Nerven, wie Merkel ab bildet. Im Orbitalteile sind in Merkels Zeichnung nur wenige stärkere Nerven vorhanden. An unseren Präparaten fanden sich in der Pars orbitalis und in der Pars palpebralis reiche Büschel sehr feiner radiär gegen den Lidrand ausstrahlender Nervenfäd-

chen, deren Seitenzweige sich teilweise überkreuzten (cfr. die Figg. 40, 41, 44, 46, 47). Von der festonartigen Verbindung der Infraorbitaliszweige in der Nähe des Lidrandes, die Merkel abbildet, haben wir nichts sehen können. Ebenso wie im oberen Lid erkannten wir dagegen schon makroskopisch hie und da eine Überkreuzung der benachbarten Ästchen. Der N. infraorbitalis sendet nach oben ausserdem Zweige, die für den medialen und lateralen Lidwinkel und für das obere Lid bestimmt sind. Medialwärts von den Nn. palpebrales inferiores steigt ein Zweig schräg empor zur Gegend des inneren Lidwinkels, der in der Höhe des Infraorbitalrandes spitzwinklig in ein Bündel von Fasern zerfällt (cfr. Fig. 40). Oder es steigen schon vom Foramen infraorbitale aus mehrere Zweige empor, die dann weniger oft sich teilen (cfr. Fig. 41). Ein Teil dieser Fäden begiebt sich auf die Seitenfläche der Nase, der Rest gelangt in das Gebiet medialwärts von dem inneren Lidwinkel und endigt hier oder steigt weiter empor. Ohne Mühe gelingt es, die Fäden bis zur Höhe der Augenbraue (cfr. Fig. 46) und gelegentlich noch höher zu verfolgen. Es wird also die Haut der Nasenwurzel und des untersten Teiles der Mittelstirn auch vom N. infraorbitalis innerviert. Von diesen am inneren Lidwinkel vorbeiziehenden Fäden biegen seitlich Fädchen ab, die lateralwärts umbiegen und ins obere Lid eintreten (cfr. die Figg. 40, 41, 45). Sie lösen sich durch spitzwinklige Teilung in Büschelchen zartester Fäserchen auf (cfr. die Figg. 40, 41), die aber trotz ihrer Zartheit eine erhebliche Strecke verfolgt werden können. Fig. 40 stellt einen Fall dar, in dem ich diese Nervenfäserchen bis in das mittlere Drittel des oberen Lides hinein verfolgen konnte. Diese Fäserchen endigen zum geringeren Teil in der Haut des Orbitalteiles, in der Hauptsache in der Haut des Palpebralteiles. In gleicher Weise innerviert der N. infraorbitalis auch die Haut seitlich vom lateralen Augenwinkel. Die lateralwärts von den Nn. palpebrales inferiores emporsteigenden Nerven breiten sich unter wiederholter

spitzwinkliger Teilung auf der Wange aus. In der Höhe des Infraorbitalrandes wendet sich ein Teil dieser Zweige bogenförmig gegen den äusseren Lidwinkel (cfr. Fig. 44). Hin und wieder bog eines dieser Fäserchen gegen den lateralen Teil des oberen Lides um. Einen ausgiebigen Übertritt von Fasern des N. infraorbitalis um den äusseren Lidwinkel herum in das obere Augenlid, haben wir bisher noch nicht finden können. Dafür aber liefert der N. zygomaticus ganz konstant Hautzweige auch zum lateralen Teil des oberen Lides.

Der Ramus zygomatico-facialis innerviert die Haut seitlich vom Auge und den lateralen Abschnitt beider Lider. Der Ramus zygomatico-temporalis giebt in seiner Anastomose mit dem N. lacrimalis möglicherweise auch Fasern für diese Gegend ab. Die Präparation des Ramus zygomatico-facialis erheischt grosse Vorsicht. Bekanntlich teilt sich der Nerv nicht selten innerhalb des Jochbeins und tritt dann in mehreren Bündelchen aus dem Knochen. Es genügt nicht, dass man einen Ramus zygomatico-facialis aufsucht, man muss sich davon überzeugen, dass kein weiteres Bündelchen existiert. Je nach der Austrittsstelle oder den Austrittsstellen der Nerven ist der Verlauf ihrer Verzweiungen steiler aufsteigend oder mehr horizontal. Unter wiederholten spitzwinkligen Teilungen gelangen die Nervenbündelchen zum lateralen Augenwinkel (cfr. die Figg. 43, 46) und treten von hier in das obere (cfr. Fig. 43) und in das untere Lid (cfr. Fig. 46) in dem wir sie oft eine beträchtliche Strecke weit isolieren konnten.

Wir konnten also durch Präparation über die Lidnerven folgendes feststellen. Das obere Lid wird nicht nur von Fasern aus dem ersten Trigeminusast, sondern auch von Fasern des zweiten versorgt, denn am inneren Lidwinkel treten Zweige des N. infraorbitalis in den medialen Teil des oberen Lides, am äusseren Lidwinkel treten Zweige des Ramus zygomatico-temporalis, bisweilen auch Zweige des N. infraorbitalis in den lateralen

Teil des oberen Lides; möglicherweise führt auch der N. lacrimalis Fasern des Ramus zygomatico-temporalis ihm zu. Das untere Lid wird nicht nur vom N. maxillaris innerviert, sondern erhält auch Zweige des N. ophthalmicus. Die Nn. supra- und infratrochlearis geben am inneren Lidwinkel Zweige für den medialen Teil des unteren Lides, der N. lacrimalis am äusseren Lidwinkel für den lateralen Teil des Lides. Fig. 56 veranschaulicht schematisch die Beteiligung des ersten und zweiten Trigeminusastes an der Innervation der Augenlider.

Zum Schluss gehe ich noch auf die beiden von mir untersuchten Fälle L. und A. etwas näher ein, weil diese wohl geeignet sind, die anatomischen Beobachtungen zu unterstützen.

Im Falle L. (cfr. die Figg. 15, 16) war auf beiden Seiten der N. supraorbitalis nebst dem Ramus frontalis und dem N. supratrochlearis entfernt worden. Die Sensibilitätsprüfung der Lider, die ich am 10. und 11. Tage nach der Operation zu wiederholten Malen ausgeführt habe, ergab folgendes: Im Tarsalteil beider oberen Lider war die Schmerzempfindlichkeit unversehrt. Die Tastempfindlichkeit, die zunächst ebenfalls unversehrt erschien, zeigte sich bei wiederholten Prüfungen im Tarsalteil des oberen Lides und in einem kleinen an den lateralen und medialen Lidwinkel grenzenden Bezirk des unteren Lides eine Spur herabgesetzt gegenüber dem mittleren Teile des unteren Lides. Ein ganz schmaler Streifen im oberen Abschnitt des Tarsalteiles zeigte deutlich abgeschwächte Sensibilität. Der Orbitalteil der beiden oberen Lider war völlig empfindungslos. Der Tarsalteil des oberen Lides hatte seine Sensibilität fast vollständig bewahrt trotz des Ausfalles des N. supraorbitalis, des Ramus frontalis und des N. supratrochlearis. Ob für diese Nerven die zurückgebliebenen Nn. infratrochlearis und lacrimalis oder aber die Nn. infraorbitalis und zygomatic-ofacialis eingetreten sind, ist natürlich nicht bestimmt zu entscheiden. Ich vermute, dass die Nn. infratrochlearis und lacrimalis sich in der kurzen Zeit

(10 Tage) noch nicht von der Operation, die aller Wahrscheinlichkeit nach doch auch diese Nerven in Mitleidenschaft zieht, soweit erholt hatte, um bereits normal zu funktionieren. Dafür spricht die Unempfindlichkeit des Orbitalteiles des Liedes. Dafür spricht auch die Abschwächung der Tastempfindlichkeit an der lateralen und medialen Ecke des unteren Lides. Es würden dann also die empfindlichen Teile der beiden oberen Lider durch Zweige des N. maxillaris versorgt sein müssen.

Im Falle A. (cfr. die Fig. 18—21) waren von den Hautästen des N. trigeminus nur die Nn. infratrochlearis und lacrimalis erhalten. Die Sensibilitätsprüfung, die ich fünf Monate nach der Entfernung der Nerven wiederholt ausführte, zeigte folgendes: Für Tastempfindungen (cfr. Figg. 18, 19) sind der ganze Tarsalteil und der mediale und laterale Bezirk des Orbitalteiles des oberen Lides empfindlich; der mittlere Abschnitt des Orbitalteiles dagegen ist völlig unempfindlich. Die Haut am äussern und innern Lidwinkel ist empfindlich. Am unteren Lid ist der Tarsalteil sowohl wie der Orbitalteil in der Mitte in einer beinahe $1^1/_2$ cm breiten Zone unempfindlich, im lateralen und medialen Abschnitt dagegen empfindlich. Die Tastempfindlichkeit ist überall da, wo sie vorhanden ist, um ein geringes herabgesetzt im Vergleich mit der gesunden Seite. Das Hautgebiet, in dem die Schmerzempfindlichkeit erhalten ist, ist etwas kleiner (cfr. die Figg. 20, 21). Am oberen Lid ist der ganze Tarsalteil und der laterale Abschnitt des Orbitalteiles, am unteren Lid ein schmaler Streifen des Tarsalteiles am medialen und lateralen Abschnitt empfindlich. Die Haut am innern und äussern Lidrand ist gleichfalls empfindlich. Aus diesen Beobachtungen ergiebt sich, dass die Nn. lacrimalis und infratrochlearis nicht nur das obere Lid, sondern auch den grössten Teil des unteren Lides innervieren.

Bei der Besprechung der Sensibilitätsbefunde bei den Personen, denen der ganze N. trigeminus oder Teile desselben operativ entfernt worden waren, habe ich mehrfach erwähnt, dass die Gebiete mit veränderter oder vernichteter Tastempfindlichkeit nicht dieselben sind, wie die mit abgeschwächter oder aufgehobener Schmerzemfindlichkeit. Ein Vergleich der Figuren 1 und 8, 2 und 9, 3 und 10, 4 und 11, 5 und 12, 6 und 13, 7 und 14, 18 und 20, 19 und 21, von denen die erste immer die Ergebnisse der Tastprüfung, die zweite die Ergebnisse der Schmerzprüfung darstellt, lehrt, dass die Nerven, die der Tastempfindlichkeit dienen, nicht das gleiche Ausbreitungsgebiet haben wie die Nerven, die die Schmerzempfindung vermitteln. Die Gebiete der beiden Nervenarten fallen nur zum Teil zusammen, zum Teil sind sie verschieden.

Ein Vergleich der zusammen gehörenden Abbildungen zeigt ferner, dass der Grad der Sensibilitätsbeeinflussung in demselben Hautgebiete für die Tast- und Schmerzempfindlichkeit sehr oft verschieden ist.

Auf den ersten Blick scheinen die Unterschiede auf individuellen Verschiedenheiten zu beruhen. Bei näherem Zusehen erkennt man jedoch eine gewisse Gesetzmässigkeit.

In allen Figuren ist nur an einer Stelle die Tast- und Schmerzempfindlichkeit völlig aufgehoben. Es ist das ein kleines Gebiet in der Regio infraorbitalis, seitlich von der Nase, unterhalb des unteren Lides, oberhalb der Oberlippe. Dies Gebiet wird, wie aus meinen obigen Mitteilungen hervorgeht, ausschliesslich vom N. trigeminus der betreffenden Seite innerviert. Weder die Cervikalnervenzweige noch Zweige des N. trigeminus der anderen Seite unterstützen oder ersetzen ihn hier. Dieses völlig anästhetische Gebiet kann nach oben, hinten und unten sich vergrössern oder in Bezirke mit herabgesetzter Sensibilität allmählich übergehen. Vergleicht man die Figuren 1 und 8, 3 und 10, 5 und 12, 7 und 14, 18 und 20, 19 und 21 mit ein-

ander, so bemerkt man, dass die Herabsetzung der Schmerzempfindlichkeit nach Extensität und Intensität beträchtlicher ist als die Herabsetzung der Tastempfindlichkeit.

In den Gebieten, die nach unseren Beobachtungen vom N. trigeminus und den Cervikalnerven gemeinsam innerviert werden, also hauptsächlich in der Scheitel- und Schläfengegend und in der Regio parotideo-masseterica schieben sich Bezirke mit normaler oder wenig herabgesetzter Tastempfindlichkeit in der Verbreitungsrichtung der Cervikalnerven über den Bezirk mit herabgesetzter oder aufgehobener Schmerzempfindlichkeit hinüber. Da nun unsere anatomischen Untersuchungen in Übereinstimmung mit denen von Frohse gezeigt haben, dass die in der Kopfhaut sich ausbreitenden Zweige der Cervikalnerven mit ihren letzten Ausläufern sich von aussen über die Trigeminusverzweigungen hinüberschieben, so muss man annehmen, dass die Cervikalnervenzweige in dem Gebiet, wo infolge des Ausfalles des N. trigeminus Schmerz nicht empfunden wird, die Tastempfindung vermitteln. Für die in der Nähe der Mittellinie gelegenen Hautbezirke treten die über die Mittellinie ziehenden Zweige der entsprechenden Äste des N. trigeminus der gesunden Seite in derselben Weise ein, wie hier die Cervikalnervenzweige.

Um zu verstehen, dass die Schmerzempfindlichkeit in gewissen Zonen normal, in anderen herabgesetzt oder aufgehoben ist, und dass diese Zone eine so wechselnde Ausdehnung besitzt, muss man nicht nur die Art und Weise kennen, in der die Haut von den Nerven innerviert wird, sondern muss auch in Betracht ziehen, in wie wechselnder Weise die ein Gebiet gemeinsam innervierenden Nerven sich zu einander verhalten können.

Von dem Verlauf und der Endigung der Nerven in der Haut und von ihrer Wirkungsweise habe ich mir nach eigenen mikroskopischen Präparaten und nach den Angaben anderer folgende Vorstellung gebildet. Der Hautnerv durchzieht unter

fortgesetzter Verästelung und schliesslichem Zerfall in seine Endarborisation in schräger Richtung die Haut. Die Endigungen der Hautnerven verteilen sich über alle Schichten der Haut. In den Vater-Pacinischen Körperchen der Tela subcutanea (Subcutis) und in den Tastkörperchen der Coriumpapillen enden die letzten Ausläufer der Hautnerven, ebenso auch zwischen den Epithelzellen der Epidermis. Ich will hier nicht auf die verschiedenen Nervenendorgane, auf die Beziehungen der Nerven zu ihnen und auf das Verhältnis der Nerven zu den Epithelzellen eingehen. In den Figg. 57—60 habe ich die Nervenendigungen im subkutanen Gewebe unberücksichtigt gelassen; die Nervenendigungen in der Lederhaut habe ich durch ein Endknöpfchen von den gegabelten Enden der Nerven in der Epidermis unterschieden.

Ich nehme an, dass die in der Epidermis endigenden Fäserchen die Tastempfindungen vermitteln, und dass ein Teil der in der Lederhaut endigenden Fäserchen die Schmerzempfindung leitet. Die verschiedenen anderen Hautempfindungen habe ich bei meiner Untersuchung unberücksichtigt gelassen und rede deshalb hier auch nicht von den Nerven, die sie vielleicht vermitteln könnten.

Die Fäserchen, die in die Epidermis eintreten, entstehen aus den oberflächlich verlaufenden Nerven, die in der Lederhaut endigenden Fäserchen aus den tiefer gelegenen Nerven. Da die oberflächlich verlaufenden Nerven im allgemeinen sich weiter peripherwärts erstrecken als die tiefer liegenden Nerven, so wird das Gebiet der Tastempfindlichkeit eines jeden Hautnerven etwas weiter reichen als das Gebiet der Schmerzempfindlichkeit.

Wenn ein Hautbezirk von zwei Nerven innerviert wird, so können die Nerven von derselben Seite oder von entgegengesetzter Seite in ihn eindringen. Ersteres, was beispielsweise bei den Zweigen des Nn. auriculo-temporalis und auricularis magnus

vorkommt, zeigen die schematischen Figg. 57 und 58, letzteres, was unter anderem in der Mittellinie des Kopfes vorkommt, die Figg. 59 und 60. Die Figg. 58 und 60 veranschaulichen solche Fälle, in denen die Endgebiete der beiden Nerven nur in geringer Ausdehnung zusammenfallen, wo also nur eine schmale Zone doppelt innerviert wird. Die Figg. 57 und 59 dagegen sind Beispiele für Fälle in denen das gemeinsam innervierte Gebiet ausgedehnt ist.

Die Nerven A und B innervieren einen gewissen Bezirk der Haut gemeinsam und einen anderen ein jeder Nerv für sich. Wird einer der beiden Nerven ausser Thätigkeit gesetzt, so wird das von ihm allein innervierte Gebiet seine Sensibilität verlieren, das gemeinsam innervierte Gebiet wird abgeschwächte Empfindlichkeit besitzen, wenn man annimmt — was doch zweifellos richtig ist — dass ein Hautbezirk um so empfindlicher ist, je mehr Nerven er besitzt.

In Fig. 57 treten die Nerven A und B von derselben Seite aus in die Haut ein und innervieren einen grösseren Bezirk gemeinsam. Nach Ausschaltung des Nerven B gestaltet sich die Hautinnervation folgendermassen: In der Zone $\alpha\beta$ ist die Tastempfindlichkeit normal, in der Zone $\beta\gamma$ abgeschwächt, in der Zone $\gamma\delta$ aufgehoben. Auf die Zone a b mit normaler Schmerzempfindlichkeit folgt die Zone b c mit abgeschwächter und die Zone c d mit aufgehobener Schmerzempfindlichkeit. Die Zonen mit erhaltener oder abgeschwächter Tastempfindlichkeit liegen erheblich näher der Peripherie des Ausbreitungsgebietes der Nerven als die Zonen mit Schmerzempfindungsnerven. Die Zone b c mit abgeschwächter Schmerzempfindung liegt unter der mit normaler Tastempfindung versehenen Zone $\alpha\beta$. Die gegen Schmerz unempfindliche Zone c d ist von der mit abgeschwächter Tastempfindung ausgestatteten Zone $\beta\gamma$ bedeckt.

In Fig. 58 treten die Nerven A und B von derselben Seite

aus in die Haut ein und innervieren nur einen schmalen Bezirk gemeinsam. Nach Ausschaltung des Nerven B ist die Hautinnervation folgende: In der Zone $\alpha\beta$ ist die Tastempfindlichkeit normal, in der Zone $\beta\gamma$ aufgehoben; in der Zone ab ist die Schmerzempfindung normal, in der Zone bc aufgehoben. Die Zone $\alpha\beta$ mit normaler Tastempfindung bedeckt einen Teil der gegen Schmerz unempfindlichen Zone bc. Eine Abschwächung der Empfindlichkeit wie im vorigen Falle kommt nicht vor.

In Fig. 59 dringen die Nerven A und B von entgegengesetzter Seite aus in die Haut ein. Der gemeinsam innervierte Bezirk ist gross. Nach Ausscheiden des Nerven B zeigt die Hautinnervation folgendes Verhalten: Die Zone $\alpha\beta$ hat die Tastempfindlichkeit völlig verloren, in $\beta\gamma$ ist sie abgeschwächt, in $\gamma\delta$ normal; die Zone ab besitzt normale Schmerzempfindlichkeit, die Zone bc abgeschwächte, die Zone cd ist unempfindlich gegen Schmerz. Die mit abgeschwächter Tastempfindung ausgestattete Zone $\beta\gamma$ bedeckt die abgeschwächte Schmerzempfindung besitzende Zone bc. Die mit normaler Tastempfindung ausgerüstete Zone $\gamma\delta$ breitet sich weit centralwärts über das gegen Schmerz empfindliche Gebiet cd des ausgeschalteten Nerven.

In Fig. 60 dringen die Nerven A und B ebenfalls von entgegengesetzter Seite aus in die Haut ein. Sie innervieren gemeinsam einen verhältnismässig kleinen Bezirk. Nach Ausschaltung des Nerven B ist die Hautinnervation folgende: Die Zone $\alpha\beta$ besitzt abgeschwächte Tastempfindlichkeit; die Zone ab hat normale Schmerzempfindlichkeit, die Zone bc ist gegen Schmerz unempfindlich. Die Zone $\alpha\beta$ mit abgeschwächter Tastempfindung deckt einen Teil der Schmerz normal empfindenden Zone ab und der anästhetischen Zone bc.

Da es zwischen den Fällen, die diese vier Schemata veranschaulichen, alle möglichen Zwischenstufen giebt, so ist die

Zahl der Variationen in der Ausdehnung und dem Grade des Tast- und Schmerzempfindens unbegrenzt.

Aus genauen Sensibilitätsprüfungen wird man ziemlich sicher die anatomische Anordnung der Hautnerven erkennen können. Da wenig Aussicht vorhanden ist, dass durch anatomische Untersuchung die praktisch so wichtige Anatomie der Hautnerven bald vollkommen erforscht werden könnte, so sollte Niemand, der in die Lage kommt, geeignete klinische Fälle zu untersuchen, eine genaue Untersuchung derselben unterlassen.

Nachtrag.

Während der Korrektur dieser Arbeit hatte ich Gelegenheit, die Sensibilität der Gesichtshaut eines Mannes zu prüfen, dem der N. supraorbitalis ausgedreht und der N. maxillaris vor dem Foramen rotundum durchgeschnitten worden war [1]).

Völlig anästhetisch war nur ein etwa 1 cm breiter und etwa 2 cm hoher Hautstreifen unterhalb der Mitte des unteren Lidrandes. Es ist das derjenige Bezirk, der nach meinen anatomischen Untersuchungen von N. maxillaris allein Zweige bezieht. Die übrige Gesichtshaut in dem Ausbreitungsgebiet der zerstörten Nerven zeigte eine geringe oder bedeutendere Herabsetzung aber nirgends einen vollkommenen Verlust der Tast- und Schmerzempfindlichkeit. Es beweist also auch dieser Fall, dass jene Hautabschnitte ausser von den zerstörten Nerven auch von anderen Nerven sensible Zweige erhielten.

[1]) Herr Professor Dr. v. Eiselsberg, der die Durchschneidung des N. maxillaris ausgeführt hatte, gestattete mir die Untersuchung des Patienten und verpflichtete mich dadurch zu grossem Dank.

Erklärung der Abbildungen.

Figg. 1—14. Diese Figuren sollen die Ergebnisse der Tastempfindungs- und Schmerzempfindungs-Prüfungen in den fünf Krauseschen Fällen veranschaulichen. Um den Vergleich zu erleichtern, sind alle Befunde in genauer Berücksichtigung der Grössen- und Lageverhältnisse in das Profilbild ein und desselben Kopfes eingetragen. Die Figg. 1—7 stellen die Ergebnisse der Tastprüfung, die Figg. 8—14 die der Schmerzprüfung dar. Die Teile, welche völlig anästhetisch waren, sind in den Figuren schwarz, die, welche vollkommen empfindlich waren, weiss; durch die vier verschiedenen grauen Töne soll der Grad des Sensibilitätsverlustes ausgedrückt werden, je dunkler der Ton ist, um so stärker war die Sensibilität abgeschwächt. Die Figg. 1 und 8 stellen die Prüfungsergebnisse im Falle I 18 Tage nach der Operation dar. Die Figg. 2, 3, 9, 10 beziehen sich auf den II. Fall; die Figg. 2, 9 geben die Prüfungsresultate am 18. Tage nach der Operation, die Figg. 9, 10 6 Monate nach derselben wieder. Die Figg. 4, 5, 11, 12 stellen die Prüfungsergebnisse im III. Falle dar, und zwar die Figg. 4 und 11 4 Wochen nach der Operation, die Figg. 5 und 12 $2^1/_4$ Jahre darnach. Die Figg. 6 und 13 bilden den Befund im IV. Falle 2 Jahre nach der Operation ab. Die Figg. 7 und 14 geben das Prüfungsresultat im V. Falle 5 Wochen nach der Operation wieder.

Figg. 15—17. Diese Figuren stellen die Ergebnisse der Sensibilitätsprüfung in dem von mir untersuchten Falle L (Exstirpation beider Nn. frontales) dar. Der dunkelste graue Ton bedeutet völlige Anästhesie, die beiden helleren bezeichnen eine mässige und eine ganz geringe Abschwächung der Sensibilität. Weiss sind die Hautbezirke mit normaler Sensibilität.

Figg. 18—22. Die Figg. 18, 19, 22 geben die Befunde bei der Tastprüfung, die Figg. 20, 21 die Befunde bei der Schmerzprüfung wieder in dem von mir untersuchten Falle A (Entfernung des rechten N. trigeminus mit Ausnahme der Nn. lacrimalis und nasociliaris). Der dunkele graue Ton bedeutet völlige Anästhesie, der hellgraue Ton Abschwächung der Sensibilität. Weiss sind die normalen Abschnitte der Haut.

Figg. 23—34. Diese Figuren stellen die Ausbreitungsgebiete der Kopfnerven dar. Durch Schraffierung sind diejenigen Hautabschnitte bezeichnet, die an allen Präparaten von dem betr. Nerven innerviert werden. Durch

Punktierung dagegen sind die Hautabschnitte bezeichnet, die nur an einzelnen Präparaten von dem betr. Nerven innerviert wurden. Die Ausbreitungsgebiete der Nn. ophthalmicus (Figg. 23 und 29), maxillaris (Figg. 24 und 30) und mandibularis (Figg. 25 und 31) sind in den Figg. 26 und 32 übereinander gezeichnet. Diese Figuren zeigen, dass gewisse Bezirke der Gesichtshaut nur von einem Trigeminusast, andere von zweien oder allen drei Ästen Zweige erhalten. Das Ausbreitungsgebiet der Cervikalnerven (Figg. 27 und 33) und das des N. trigeminus ist in dieselben Kopfumrisse (Figg. 28 und 34) eingetragen. Die Figg. 28 und 34 zeigen, dass eine seitliche Zone vom N. trigeminus und den Cervikalnerven zugleich innerviert wird.

Figg. 35—54. In diesen genau nach den Präparaten gezeichneten Abbildungen einzelner sensibler Kopfnerven sind die letzten Ausläufer durchweg stärker als an den Präparaten.

Fig. 35. Zweige des Ramus posterior N. cervicalis III. Einige Fäserchen überschreiten die Mittellinie MM. Rechts von derselben finden sich zwei Anastomosen.

Fig. 36. Zweige des N. occipitalis major. Einige Fäserchen überschreiten die Mittellinie MM.

Fig. 37. Starker Stirnzweig und weit über die Mittellinie MM. an der Nasenwurzel hinüberziehender Nasenzweig aus der Anastomose zwischen den Nn. supra- und infratrochlearis.

Fig. 38. Zweige des linken supratrochlearis, die hoch an der Stirn emporsteigen und zum Theil die Mittellinie MM überschreiten.

Fig. 39. Zweige der Nn. supra- und infratrochlearis, die über die Mittellinie MM ziehen.

Fig. 40. Innervation des medialen Abschnittes des rechten oberen und unteren Lides und der Haut am inneren Lidwinkel.

Fig. 41. Sensible Nerven des rechten oberen und unteren Lides.

Fig. 42. Zweige des rechten N. supra- und infratrochlearis zum medialen Lidwinkel.

Fig. 43. Nerven des linken medialen und lateralen Lidwinkels.

Fig. 44. Nerven des rechten oberen Lides und des lateralen Lidwinkels.

Fig. 45. Nerven des linken oberen Lides und des lateralen und medialen Lidwinkels.

Fig. 46. Nerven des linken oberen und unteren Lides und des lateralen und medialen Lidwinkels.

Fig. 47. Rami palpebrales des rechten N. infraorbitalis.

Fig. 48. Nerven des linken Mundwinkels.

Figg. 49, 50, 51. Nerven der Oberlippe, die zum Theil die Mittellinie MM überschreiten.

Figg. 52, 53, 54. Nerven der Unterlippe, die zum Theil die Mittellinie MM überschreiten.

Fig. 55. Schematische Darstellung der Innervation der Ober- und Unterlippe und der Mundwinkel. Die senkrechten grünen Linien bezeichnen die konstant, die Punkte die inkonstant von den Zweigen der Nn. infraorbitales innervierten Bezirke. Die senkrechten roten Linien und Punkte bezeichnen

die von den Nn. mentales versorgten Gebiete. Die horizontalen roten Linien bezeichnen das Verbreitungsgebiet des N. buccinatorius am Mundwinkel, die horizontalen violetten Linien die gelegentlich bis zum Mundwinkel vordringenden Zweige des N. auricularis magnus.

Fig. 56. Schematische Darstellung der Innervation des oberen und unteren Lides und des medialen und lateralen Lidwinkels. Die roten Linien bezeichnen das konstant, die roten Punkte das inkonstante Verbreitungsgebiet der Zweige des N. ophthalmicus, die grünen Linien und Punkte das des N. maxillaris.

Figg. 57—60. Diese vier Figuren sollen das verschiedene gegenseitige Verhalten von zwei Nerven, die in grösserer (Figg. 57 und 59) oder geringerer (Figg. 58 und 60) Ausdehnung ein Hautgebiet gemeinsam innervieren, veranschaulichen. In den Figg. 57 und 58 treten die Nerven an derselben Seite in die Haut ein, in den Figg. 59 und 60 an der entgegengesetzten Seite. Aus den Figuren ist auch die Wirkung der Ausschaltung des einen der beiden Nerven zu entnehmen.

(Aus dem anatomischen Institut in Rostok.)

Zelllücken und Zellbrücken im Uterusepithel.

von

Dietrich Barfurth
in Rostock.

Mit 5 Figuren auf Tafel XI.

Seitdem ich im Jahre 1890 auf dem X. internationalen Mediziner-Kongress in Berlin eine Mitteilung über die von Kultschitzki und mir an den glatten Muskelfasern entdeckten Zellbrücken machte, hat die Frage der Protoplasmaverbindungen benachbarter Gewebselemente vielfach die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen. Es ist nicht meine Absicht an dieser Stelle die erwähnten Verbindungen der glatten Muskulatur neuerdings zu behandeln. Ich bemerke nur, dass ich keinen Grund habe, die von mir vertretene Auffassung über die Art dieser Verbindungen zu verlassen [1]).

Für diesmal möchte ich aber die Aufmerksamkeit der Fachgenossen auf eigentümliche Verbindungen der Uterusepithelzellen unter einander und mit den tiefer liegenden Teilen der Uteruswand lenken, die man an diesem Objekt unter gewissen Umständen findet. Diese Intercellularbrücken finden sich vielfach vereinigt mit intercellulären Spalten, die ich der Kürze halber als „Zelllücken" bezeichne. Eine kurze Mitteilung über diese Einrichtungen habe ich im vorigen Jahre auf der zehnten Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Berlin gemacht und seitdem durch fortgesetzte Untersuchung noch einige einschlägige bemerkenswerte Beobachtungen gemacht.

---

[1]) Meine Mitteilung, dass die intermuskulären Kanälchen in der Darmwand Lymphspalten sein dürften, findet Bestätigung durch die Injektion derselben, die Boheman gelungen ist (4). Auf einige Differenzen in den Anschauungen von mir und Boheman (4) und de Bruyne (7) hoffe ich bei einer andern Gelegenheit eingehen zu können.

I. Zellbrücken der Epithelzellen unter einander.

An Präparaten über Regeneration des Uterusepithels, die der leider zu früh verstorbene Dr. med. A. Kiersnowski auf meine Veranlassung im vergleichend-anatomischen Institut zu Dorpat angefertigt hatte, fand ich im Epithel eigentümliche Spalten zwischen den Zellen, die dann ihrerseits von feinen Protoplasmafäden der anstossenden Epithelzellen überbrückt waren. In Kiersnowskis Arbeit (20) ist dieser Befund pag. 494 vermerkt worden. Das Uterinepithel eines Meerschweinchens (Cavia cobaya), welches 18 Stunden post partum in Sublimat fixiert und mit Borax-Karmin gefärbt war, zeigte merkwürdige Veränderungen in den sonst normalen Elementen. „Die Zellen sind gross, hoch und breit und durch Spalten von einander getrennt. Prof. Barfurth machte mich darauf aufmerksam, dass diese Spalten ihrerseits mit deutlichen Zellbrücken versehen sind; näheres darüber wird an anderer Stelle von Prof. Barfurth mitgeteilt werden."

Es fanden sich nun diese Eigentümlichkeiten der Epithelzellen in zahlreichen Präparaten des Uterus von Meerschweinchen und Kaninchen am 1. und 2. Tage post partum. Am leichtesten sind sie bei Meerschweinchen zu beobachten, weniger leicht bei Kaninchen, was wohl daran liegt, dass hier die Zellen kleiner sind; bei Raubtieren (Katze, Hund) habe ich sie gesucht, aber in dieser Art nicht gefunden. In der jüngsten Zeit hatte ich noch Gelegenheit die Uterusschleimhaut einer 46jährigen Frau unmittelbar nach dem Tode — sie wurde hingerichtet — zu untersuchen. Ich fand hier im Uterusepithel Zelllücken und „Stiftchenzellen" sehr deutlich, dagegen waren die Zellbrücken sehr spärlich und undeutlich.

Der Uterus vom Meerschweinchen am 1. Tage (14, 16 und 18 Stunden) nach dem Wurf enthält, wie schon Kiersnowski

hervorhob, einen fast vollständigen Epithelüberzug, der nur an der Placentarstelle noch eine kleine Lücke enthält, sodass eine eigentliche Decidua nicht existiert, wie schon Kölliker u. a. bemerkten. Demgemäss ist dieses Epithel nicht etwa regeneriert, sondern es besteht aus alten Zellen, die freilich zum Teil durch die Gravidität und durch den Akt der Geburt etwas verändert sind. Während nämlich die meisten Elemente das typische Bild von Pallisadenzellen mit Flimmerbesatz darbieten, sieht man zwischen denselben schmälere, stärker gefärbte Zellen von stiftchenartiger Form ohne besondere Struktur des Protoplasmas, aber mit einem meist deutlich sichtbaren schmalen Kern. Elemente dieser Art scheinen in normalen Cylinderepithelien vielfach vorzukommen. Sie wurden z. B. von Bonnet im Uterusepithel beim Schwein, bei der Hündin, der Stute und der Kuh gesehen und beteiligen sich hier nach dem Autor an der Bildung der „Uterinmilch" (5 und 6 pag. 232). Sie wurden ferner von Kiersnowski im Uterusepithel post partum vielfach gesehen (20 pag 497, 520). Es sind dies wahrscheinlich dieselben Elemente, die schon Friedländer und Strahl beschrieben haben. Friedländer schildert im Uterusepithel der brünstigen und trächtigen Hündin zwei Sorten von Zellen, grössere helle und kleinere dunkle stäbchenförmige; er hält die letzteren vermutungsweise für in der Teilung begriffene Zellen, ist aber seiner Sache nicht sicher. (Citiert nach Strahl, 40 pag. 199.) Strahl findet diese beiden Zellformen ebenfalls; sie geben den Drüsendurchschnitten nach ihm das eigentümlich streifige Aussehen (Taf. VII, Fig. 5 bei Strahl, 40). Er nimmt aber an, dass die kleinen, dunkeln Zellen in das Epithel eingewanderte Leukocyten sind und begründet dies weiter (pag. 199, 200). Da wir jetzt wissen, dass die Durchwanderung von Leukocyten durch die Epithelien ein sehr weit verbreitetes Phänomen ist, so braucht man von vornherein nicht daran zu zweifeln, dass die Strahlsche Deutung wenigstens für

gewisse Formen der „kleinen, dunkeln" Elemente zutreffend ist. Für die von Kiersnowski und mir gesehenen Formen kann es aber keinem Zweifel unterliegen, dass dieselben veränderte stiftchenartige Epithelzellen selber darstellen, und somit stimme ich der Anschauung von Noll bei, „dass die gleichen Bilder durch verschiedene materielle Unterlagen bedingt sein können" (30 pag. 18).

Die Herkunft und Deutung der Stiftchenzellen ist an feinen Schnitten durch das Uterusepithel des Meerschweinchens, des Kaninchens und der Katze leicht festzustellen. Man findet alle Übergänge von glänzenden, schmalen, stärker gefärbten Stiftchen bis zu normalen Epithelzellen; auch ein Flimmersaum ist mehr oder weniger gut erhalten auf den Stiftchen vorhanden, falls überhaupt das Uterinepithel der untersuchten Stelle Flimmerbesatz hat.

Diesen Stiftchenzellen kommt wahrscheinlich eine allgemeine physiologische Bedeutung zu, insofern, als sie nach meiner Ansicht der normalen Involution verfallene, untergehende Epithelzellen darstellen. Sie kommen, wie schon bemerkt, auch in andern Cylinderepithelien vor. Wir alle haben sie zwischen normalen Cylinderzellen des Darmes, der Trachea u. s. w. schon gesehen, ohne sie in der Regel besonders zu beachten. Es ist nicht Aufgabe dieser Mitteilung die hierauf bezügliche Litteratur zu behandeln. Es mag genügen auf die Angaben von Paneth über die „schmalen" Zellen im Dünndarmepithel zu verweisen. Sie finden sich nach Paneth hier neben normalen Cylinderzellen und Becherzellen, es sind Reste von Becherzellen, die nach seiner Ansicht wieder zu gewöhnlichen Epithelien werden können (32 pag. 134, 135). Auch Schaffer ist der Ansicht, dass bei Umwandlung der Epithelzellen in Becherzellen ein Teil ihres Protoplasmas mit dem Kern erhalten bleibt und dass dieser Rest sich wieder zur Epithelzelle regenerieren kann (32 pag. 31). In Bezug auf die „schmalen" Zellen bin ich der

Meinung, dass dieselben den Stiftchenzellen entsprechen und untergehende Formen darstellen.

Auch in der Schilddrüse finden sich Elemente, die in mancher Hinsicht an die Stiftchenzellen erinnern. Langendorff (23 a) unterscheidet im Epithel der Thyreoidea ausser den normalen „Hauptzellen" eine zweite Zellform, die „Kolloidzellen", deren Zellkörper sich vor dem der Hauptzellen von vornherein durch seine mehr homogene hyaline glänzende Beschaffenheit und durch seine starke Färbbarkeit auszeichnet (pag. 233). Sie entstehen ohne Zweifel durch eine Stufenleiter von Umwandlungsvorgängen aus den Hauptzellen durch kolloide Umwandlung ihres Inhaltes (pag. 235). An Tangentialschnitten durch die Follikel treten sie als ein „Retikulum" auf, welches nichts anderes ist, „als die Flächenansicht mit einander verbundener kolloid metamorphosierter Epithelzellen" (pag. 235). Dieser Befund erinnert durchaus an die Schilderung von Noll, betreffend die Stiftchenzellen des Uterus: . . . . „an solchen Stellen, an denen der Schnitt etwas flächenhaft durch das Oberflächenepithel gefallen ist, sieht man, wie dieselbe dunkler gefärbte Masse in sternförmig verästelter oder auch netzförmiger Anordnung zwischen die Epithelzellen sich erstreckt und hier mehr den Eindruck einer zusammenhängenden, geronnenen intercellulären Flüssigkeit macht" (30 pag. 18). In Bezug auf die Schilddrüse sei nur noch bemerkt, dass die Befunde Langendorffs an den „Colloidzellen" von Hürthle, Andersson und E. Schmid bestätigt wurden.

Das Auftreten der Stiftchenzellen in der Uterusschleimhaut ist nun deshalb für unsere Betrachtung von Wichtigkeit, weil in ihrer Nachbarschaft fast stets schmale Spalten auftreten, die ich der Kürze halber als „Zelllücken" bezeichne. Sie liegen zwischen normalen Epithelien und Stiftchenzellen oder auch zwischen Elementen derselben Art und entstehen durch Auseinanderweichen der Zellen. Es liegt nahe, dieses Auseinander-

klaffen als Folge der physiologischen Schrumpfung aufzufassen, welche mit der Umwandlung normaler Epithelzellen in Stiftchenzellen verbunden ist. Man muss aber nicht meinen, dass die Spaltbildung lediglich ihre Ursache in der Schrumpfung einzelner Zellen hat. Ich habe solche Zellspalten auch zwischen normalen Uterinepithelien gesehen. Auch an anderen Objekten kommen sie vor. In der hiesigen histologischen Sammlung fand ich von meinem Vorgänger Prof. von Brunn herstammende Präparate von Achseldrüsen eines Mannes (hingerichtet). Zwischen den Zellen der Alveolen zeigen sich überall Spalten, die hier und da von Protoplasmabrücken durchzogen sind. Bei Embryonen scheinen solche Spalten nach His (18) in gewissen Epithelplatten regelmässig vorzukommen. Er findet sie z. B. stets zwischen den Zellen des Epiblastes (in der inneren Hälfte der epithelialen Medullarplatte, in den epithelialen Anlagen der Sinnesorgane, in dem die Stammgebilde bekleidenden Abschnitt der Epidermis) und auch des Endoderms (Darmepithel). Aus diesen Bemerkungen wird man auch den Schluss ziehen, dass es sich hier nicht um künstliche oder pathologische Bildungen handelt, sondern um physiologische Einrichtungen, über deren Funktion ich später noch ein Wort sagen will.

Die „Zelllücken“ sind also Intercellularspalten, die sich von oben bis unten durch die ganze Länge der Zellen erstrecken. Sie werden ihrerseits sehr häufig, aber nicht immer (wenigstens nicht immer nachweisbar!) von Protoplasmafäden der anstossenden Zellen, den Zellbrücken, durchzogen, die fast stets in regelmässigen Abständen angeordnet sind, so dass zierliche Bilder entstehen. Sie sind an gut fixierten (mit Sublimat, Chromsäure, Chromessigsäure, Chromessigsäure-Sublimat behandelten) und einer Doppelfärbung mit Eosin- oder Orange-Hämatoxylin unterworfenen Präparaten ziemlich leicht zu sehen. Am besten eignen sich zur Untersuchung sehr dünne Schnitte (1—6 μ), die entweder genau parallel oder genau senkrecht zur Längsachse der

Zellen geführt sind. Schnitte der letzteren Art, also Tangentialschnitte, zeigen dann ein ähnliches Bild wie die Max Schultzeschen Stachel- und Riffzellen geschichteter Epithelien mit ihrem intercellulären Kanalsystem. Die Zellbrücken sind kurze feine Fäden ohne eine knopfförmige Anschwellung in der Mitte, die man anderswo beobachtet hat (Reinke 34).

Hier ist nun die Frage zu beantworten, ob die Zellbrücken auf ihrem Wege eine die einzelnen Zellen trennende „Zellmembran" zu durchsetzen haben oder nicht. Die Hüllen der Zellen sind neuerdings von F. E. Schulze als Zellmembran, Pellicula, Cuticula und Crusta unterschieden worden. Nach ihm ist „unter Zellmembran jede in sich zusammenhängende Grenzschicht einer Zelle zu verstehen, welche deutlich von dem Plasmakörper abgesetzt ist; umschliesst die Membran den Zellkörper allseitig, so heisst sie Pellicula, liegt sie demselben an der freien Fläche einseitig an, so heisst sie Cuticula. Unter Crusta versteht man eine derbere Grenzschicht der Zelle, welche allmählich in den weichen Plasmakörper übergeht (38).

Diese Umhüllungen des Protoplasmakörpers sind für die weitere sich hier anschliessende Frage über die Verbindung der Epithelzellen unter einander von Wichtigkeit. Ist keine Pellicula vorhanden, so können etwa vorhandene Protoplasmafäden einen Spalt zwischen den Zellen ohne weiteres durchziehen. Ist aber eine solche trennende Schicht vorhanden, so müssen die Protoplasmabrücken sie durchsetzen. Eine dritte Möglichkeit ist die, dass die Intercellularbrücken aus den Membranen der Epithelzellen hervorgehen. Alle diese Möglichkeiten finden bei den Autoren Anhängerschaft. Da die Litteratur darüber in neuerer Zeit von mir selber (1), von meinen Schülern Klecki und Werner, von F. E. Schulze, dem Botaniker Arthur Meyer und vielen andern Autoren erörtert worden ist, so will

ich mich hier begnügen meine Befunde mitzuteilen und gelegentlich mit denen anderer Forscher zu vergleichen.

Die Epithelien der Uterinschleimhaut besitzen keine „Membran“ (Pellicula, Schulze), wohl aber eine „Crusta“. Sie tritt als ektoplasmatische Rindenschicht auf, die ohne scharfe Grenze in den Plasmakörper der Zelle übergeht und durch Farbstoffe stärker gefärbt wird, als der innere Zellkörper. Dazu muss ich aber gleich bemerken, dass die Crusta sich gegen Farbstoffe gerade so verhält, wie das „Spongioplasma“ (Leydig). Man sieht nämlich in den Uterusepithelien vieler Tiere — besonders post partum! — deutlich ein Maschenwerk, welches sich kräftig färbt und in den Maschen eine hellere Substanz[1]) (Paraplasma, Kupffer; Hyaloplasma, Leydig; Interfilarmasse, Flemming). Ich habe nun den Eindruck, dass das Spongioplasma an der Zellgrenze stärker angehäuft ist und dadurch die Crusta erzeugt.

Es fragt sich nun: Von welcher Substanz der Zelle, dem Spongioplasma oder Hyaloplasma, gehen die Zellbrücken aus? Die Frage kann müssig erscheinen, wenn man die Vorstellung hat, dass die Crusta als kontinuierliche Schicht die Zelle umschliesst; in diesem Falle muss ja eine Zellbrücke von der Crusta selber, also dem Spongioplasma, ausgehen. Ich habe aber Gründe zu vermuten, dass die Sache so einfach nicht ist, dass in Wirklichkeit die Crusta nicht eine zusammenhängende ununterbrochene Schicht ist, sondern dass sie von Lücken durchsetzt ist, die eine Kommunikation benachbarter Zellen durch das Hyaloplasma gestatten. In meinem Vortrage über diesen Gegenstand (in Berlin 1896) habe ich darüber folgende Angabe gemacht. „Von etwas zu hart gewordenen

1) Bei Raubtieren (Hündin) findet man schon unmittelbar nach der Geburt im Uterusepithel zahlreiche Fetttröpfchen, wie Strahl (41) nachwies. Wie alle Einlagerungen liegen auch diese im „Hyaloplasma“ der Zellen. Nach Entfernung des Fettes entsteht deshalb „schaumiges Protoplasma“ (Strahl).

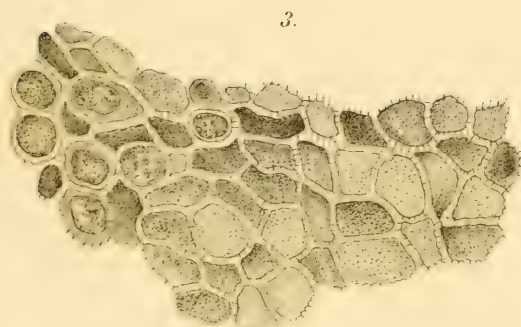
1.



2.



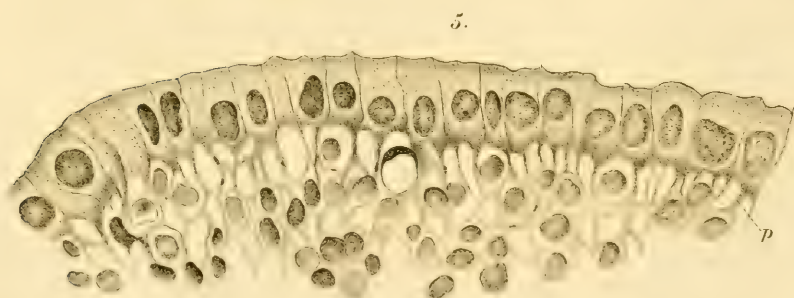
3.



4.



5.



Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig

Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden

und in sehr hartes Paraffin eingebetteten Stücken des Kaninchenuterus post partum erhielt ich zufällig mehrere keilförmige Schnitte, also solche, die an dem einen Ende etwa 5 μ, am andern aber vielleicht nur noch 0,5 μ dick waren. Während nun am dickeren Ende des Schnittes die Zellen durch die bekannten dunkeln Striche von einander abgegrenzt erschienen, verschwanden diese und die deutlichen Zellgrenzen nach dem feineren Teile des Schnittes mehr und mehr, bis man zuletzt ein durchaus zusammenhängendes Maschenwerk vor sich zu haben glaubte" (2 pag. 25). Ich habe später von diesem Uterus und vom Uterus einer Hündin vom 1. Tage post partum noch sehr feine Schnitte (1—3 μ) angefertigt und starke Protoplasmafärbungen mit Eosin, Orange, Eisenalaun-Hämatoxylin nach M. Heidenhain angewandt. Untersuchungen mit Zeiss homogener Immersion (1,5 Brennweite), apochromatisches Okular 6, 8 und 12 zeigen (Fig. 4) bei guter Beleuchtung einem geübten Auge, dass die Zellen in der That aus einem Maschenwerk[1]) mit rundlichen Lücken bestehen, dass dieses Maschenwerk in die Crusta übergeht, dass die Crusta durchlöchert ist und dass durch diese Löcher die weniger stark gefärbte Substanz innerhalb der Maschen (Hyaloplasma) von einer Zelle direkt in die benachbarte Zelle hineintritt.

Herr Kollege F. E. Schulze, der unmittelbar nach mir in Berlin (1896) eine Mitteilung über die Verbindung der Epithelzellen unter einander machte, hat an andern Objekten (Epidermis von Amphibienlarven) seine Beobachtungen gemacht. Er ist der Ansicht, dass ursprünglich die jungen membranlosen Zellen der geschichteten Epithelien in ganzer Ausdehnung durch eine ziemlich stark lichtbrechende

---

[1]) Es wurde schon von Strahl bei der Hündin als „Protoplasma-Netzwerk" beschrieben. Vgl. oben pag. 88. Anmerkung, (Strahl, 41, pag. 351.)

hyaline Grenzschicht verbunden sind, in welcher unter Umständen kleine Flüssigkeitströpfchen in einschichtiger Lage auftreten und durch allmähliche Vergrösserung zur Bildung eines solchen interstitiellen Verbindungsnetzes zwischen den plasmatischen Zellkörpern führen, wie es in der Epidermis junger lebender Amphibienlarven direkt wahrnehmbar ist" (39 p. 12). Die Entstehung des interstitiellen Verbindungsnetzes erläutert F. E. Schulze in folgender Weise: Wenn die Flüssigkeit in den Vakuolen der Grenzschicht immer mehr zunimmt, so wird schliess lich durch den zunehmenden Druck „ein partielles Zerreissen der dünnen Seitengrenzwände des ganzen Alveolensystems erfolgen müssen, so dass nur noch einfache strangförmige Verbindungsbrücken zwischen den Zellkörpern übrig bleiben und aus den isolierten Vakuolen ein solches zwischen jenen balken- oder strangförmigen, intercellulären Verbindungsbrücken gelegenes intercelluläres, anastomosirendes Lücken- oder Kanalsystem wird, wie es die meisten Autoren bisher an ihren erhärteten und dann geschnittenen oder an macerierten und dann zerzupften Präparaten gesehen und beschrieben haben" (pag. 12). An meinem Objekt stimmen also der wabige Bau (Bütschli) des Zellleibes, die Crusta und die strangförmigen Verbindungsbrücken mit den Angaben von F. E. Schulze betreffend die Epidermiszellen der Amphibienlarven überein. Meine Beobachtung ist aber — wenn ich die Darstellung von F. E. Schulze recht verstehe — insofern abweichend, als seine „Grenzschicht" ununterbrochen ist, während ich sie durchlöchert sehe. Wenn man sich vorstellt, dass das von F. E. Schulze beschriebene „partielle Zerreissen der dünnen Seitengrenzwände des ganzen Alveolensystems" gelegentlich auch die der Crusta angehörigen Partien der Alveolen-Grenzwände treffen würde, so käme die von mir beschriebene Einrichtung zu stande.

Es bestehen also nach meiner Ansicht an gewissen Epithelzellen Verbindungen des Zellleibes, die jedenfalls unter gewöhnlichen Umständen gar nicht oder nur schwer sichtbar sind[1]). Ich habe den normalen Uterus von Kaninchen und Ratten untersucht, aber die oben beschriebenen Verbindungen nicht nachweisen können. Damit will ich keineswegs sagen, dass sie nicht vorhanden sind. Die Zellen sind ja sehr klein, liegen fest zusammen, die Grenzschicht ist schmal und das Maschenwerk (Spongioplasma) kaum zu sehen. So erkläre ich mir, dass etwa vorhandene intercelluläre Verbindungen nicht sichtbar sind. Das Auftreten der Vakuolen, resp. des Balkenwerks in der Zelle, was besonders post partum an manchen Uteris wahrzunehmen ist, scheint die Beobachtung — oder die Bildung? — dieser Kommunikationen zu begünstigen.

Leichter zu beobachten sind ohne Zweifel die im Eingang beschriebenen Zellbrücken, welche die intercellulären Spalten durchziehen, also immerhin eine gewisse Ausdehnung besitzen. Es liegt der Gedanke nahe, dass dieselben durch Ausdehnung der gewöhnlich unsichtbaren präformierten Zellverbindungen entstehen und sichtbar werden. Hierbei könnte die mit der Bildung der Stiftchenzellen verbundene Schrumpfung eine Rolle spielen. Eine schrumpfende Zelle, die sich zu einer Stiftchenzelle umbilden will, retrahiert ihr Protoplasma von dem der anstossenden Zellen. Wenn nun aber nicht Protoplasmaverbindungen zwischen ihr und den Nachbarinnen präformiert wären, so läge kein Grund vor, weshalb diese Verbindungen durch die Schrumpfung an sich entstehen sollten. Wir haben es also hier meiner Meinung nach mit einem experimentum naturae zu thun, durch welches vorher unsichtbare Zellbrücken ausgezogen und sichtbar werden. Ein

[1]) Nach Kolossow sind auch die Zellbrücken des Pleuroperitonealepithels so klein, dass sie nur in dem einen Fall bemerkt werden können, wenn die Zellen etwas auseinander getreten sind. (22 pag. 345.)

ähnliches Experiment wandte mein Dorpater Kollege Russow an, um pflanzliche Zellbrücken zu demonstrieren. Er brachte durch Schwefelsäure die Cellulosemembran der Zellen zum Quellen; dadurch wurden die sie durchziehenden Protoplasmaverbindungen der benachbarten Zellen ausgezogen und sichtbar.

Ich will damit aber nicht gesagt haben, dass lediglich die Schrumpfung einzelner Zellen die Erscheinung der Zellbrücken ermöglicht. Das ist schon deshalb ausgeschlossen, weil man sie auch zwischen normalen Epithelzellen findet, wie schon früher bemerkt wurde. Es ist wohl sicher, dass die Natur durch Lymphströmung unter Umständen die Spaltbildung zwischen den Zellen und damit das Auftreten der Intercellularbrücken herbeiführt.

Man kann endlich die Frage aufwerfen, welche Substanz des Zellkörpers die Zellbrücken herstellt. Spongioplasma, Hyaloplasma, oder beide? F. E. Schulze lässt es unentschieden, ob die „Grenzschicht", in und durch welche die Plasmakörper der membranlosen Zellen mit einander verbunden sind und welche weiterhin die strangförmigen Verbindungsbrücken liefert, mit der hyalinen, zähflüssigen Grundmasse des Zellkörpers, mit welcher sie kontinuierlich zusammenhängt, auch völlig übereinstimmt (39 pag. 11). Nach Hammar bleibt bei der normalen Eifurchung im allgemeinen ein „protoplasmatischer" Zusammenhang — Grenzsaum — zwischen den Furchungszellen bestehen (15 pag. 98, 99). Nicolas spricht von „ponts intercellulaires", ohne die Substanz derselben weiter zu besprechen (29 pag. 7). Der Arbeit von F. E. Schulze entnehme ich die Mitteilung, dass es sich nach Ranvier um kontinuierliche Verbindungsstränge zwischen den Plasmakörpern der Zellen handelt, um kommissurale Bündel von Plasmafibrillen nebst interfibrillärer Plasmamasse. Manille Ide vertritt dagegen die eigentümliche Ansicht, dass die Zellbrücken nichts anderes sind, als direkte Fortsetzungen der beiden sich gegenüberliegenden

Membranfasernetze (19 pag. 2, 3). Ramón y Cajal ist der Meinung, dass die Zellbrücken sich direkt in das Fadenwerk des Protoplasmanetzes der Zellen fortsetzt und dass die Fäden bei ihrem Austritt aus dem Protoplasma wahrscheinlich eine von der Zellumhüllung ausgehende Scheide erhalten. (A leur sortie du protoplasma, les fils offrent vraisemblablement une gaine emise par l'enveloppe cellulaire 33 a p. 262.) Die Anastomosen des Pleuroperitoneal- und Gefässepithels (Endothels) sind nach Kolossow kleine konische oder zackenförmige Hervorragungen an dem Protoplasma einer Zelle, die in ähnliche Hervorragungen an dem Protoplasma benachbarter Elemente übergehen (22 pag. 342).

Arthur Meyer kommt durch seine Untersuchungen an Volvox zu dem Resultat, dass die verschiedenartigen, oft ausserordentlich feinen Protoplasmaverbindungen aus Strängen von normalem Cytoplasma bestehen, dessen Struktur nicht in besonderer Weise umgestaltet ist, wie etwa das der Nervenfibrillen (28 pag. 201). Ein direkter Zusammenhang der Protoplasmafasern der Zellen in der menschlichen Epidermis durch die Zellbrücken hindurch mit denen der Nachbarzelle wurde von Reinke (durch komplizierte Färbung s. pag. 379, 380) und von Kromayer (durch die Weigertsche Fibrinfärbemethode pag. 142) nachgewiesen[1]). R. Heidenhain findet den basalen Teil der Darmepithelzellen häufig durch „Protoplasmabrücken" verbunden. Ogneff sieht die Zellen des Magenepithels durch kurze feine Stächelchen, die in die Stacheln der Nachbarzellen übergehen, mit einander verbunden und S. Garten kam zu einem ganz ähnlichen Befunde (13 pag. 423). Nach Th. Cohn sind die Epithelzellen des Darmes (Amphibien) durch Protoplasmabrücken unmittelbar verbunden; die Intercellular-

[1]) Näheres hierüber findet man in der eingehenden Besprechung von S. Garten (13 pag. 402 ff.)

räume sind nach aussen durch ein zusammenhängendes Netz von Kittstreifen verschlossen (10 pag. 331). Nur Cloetta vertritt die abweichende Ansicht, „dass wahre Intercellularbrücken fehlen" (9 pag. 31).

Ein Vergleich der hier gegebenen Äusserungen mit meinen eigenen Anschauungen lehrt mich, dass ich im wesentlichen mit der Ansicht von Ramon y Cajal übereinstimme. Wenn die Crusta der anstossenden Zellen durchbohrt ist, sodass die hellere Substanz (Hyaloplasma?) der einen Zelle mit der der anderen kommuniziert, und andererseits die Crusta beider Zellen fest mit einander verbunden ist, so muss die Verbindung der Zellen ein Kanal sein, dessen Wand die Krusta, dessen Inhalt das Hyaloplasma liefert. Liegen die Zellen fest aneinander, so ist die Länge des Kanals auf ein Minimum reduziert, treten Spalten zwischen den Zellen auf, so wird der Kanal ausgezogen und kann zu einem einfachen Strang werden. Diese Auffassung erklärt auch, warum bei manchen pflanzlichen Zellbrücken (in den Zellen des Zwiebelhäutchens!) eine direkte Wanderung von Stoffen (Körnchen) aus einer Zelle in die andere beobachtet werden kann.

Die Frage, wie nun etwa ein Lymphkanalsystem zwischen den Zellen, welches sich die Zelllücken dienstbar macht, mit den intercellulären Kanälchen in Verbindung stehen möge, muss hier unerörtert bleiben. Die Zellen, mit denen wir es zu thun haben, sind viel zu klein, als dass sich so schwierige Probleme an ihnen lösen liessen.

II. Zellbrücken zwischen Epithelien und Bindegewebszellen.

Verbindungen dieser Art sind von Billroth, Schuberg und Leydig beschrieben worden. Nach Schuberg und Leydig ist der Zusammenhang zwischen den Zellen epithelialer Gewebe

mit solchen konnektiver Gewebe in der That eine allgemeiner verbreitete Erscheinung (37, pag. 2)[1]).

Ich habe solche Zellbrücken an der Schleimhaut des Uterus einer jungen (neugeborenen) Ratte gefunden. Unter gewöhnlichen Verhältnissen sitzt das Epithel nach unten zu einer Basalmembran (Membrana propria) auf, die als glänzende Leiste frühzeitig z. B auch bei der Regeneration des Epithels post partum, erscheint. An dem oben erwähnten Rattenuterus ist sie an den meisten Stellen auch vorhanden, fehlt aber an den Stellen, wo die Verbindungen der Epithelzellen mit den Bindegewebszellen der Tunica propria vorkommen, vollständig (Fig. 5). Man sieht hier eine deutliche Kommunikation der basalen Epithelfortsätze mit dem Retikulum, welches von den Zellen der T. propria hergestellt wird. Ich begnüge mich mit dieser kurzen Mitteilung, um die Aufmerksamkeit der Forscher auf diese Bildungen zu lenken.

III. Allgemeine Bemerkungen.

Über die Funktion der besprochenen Einrichtungen im allgemeinen habe ich mich in einer früheren Arbeit ausgesprochen (1, pag. 50). Man findet ähnliche Erörterungen in den Arbeiten von S. Garten, A. Meyer, Flemming, Th. Cohn, Schuberg u. a. A. Meyer rekapituliert dahin, „dass in der Botanik Thatsachen bekannt sind, welche die Annahme gestatten, dass die Plasmaverbindungen dynamische Reize und auch Nährstoffe leiten. Zwingende Beweise für eine der Anschauungen sind nicht erbracht" (pag. 205). Es entspricht diese Äusserung über die

[1]) Schuberg bespricht noch eine ganze Anzahl solcher Verbindungen z. B. zwischen glatten und quergestreiften Muskelfasern einerseits, Epithelzellen und Bindegewebszellen andererseits. (37 pag. 2 ff.) Ebenso beschreibt M. Heidenhain (16) Intercellularbrücken zwischen glatten Muskeln und Epithelzellen.

Funktion der Zellbrücken meinen früheren Angaben durchaus. Bei S. Garten tritt die alte Auffassung von M. Schultze noch einmal hervor, „dass dieselben dem Epithel Halt geben" (pag. 427); ausserdem spielen nach ihm die Brücken bei Deckung eines Epitheldefektes durch ihre Kontraktion eine Rolle, führen auch dem Epithel Nahrung zu und erleichtern durch Herstellung der Intercellularräume die Ernährung der Epithelien. Nach His dienen die Spalten in den epithelialen Anlagen der Sinnesorgane zur Aufnahme von Sinneszellen und von Nervenelementen (pag. 72). Hammar hebt hervor, dass die Begriffe einer „Oberflächenspannung" und gegenseitiger „Beziehungen" der Blastomeren durch seine Beobachtungen eines primären Zusammenhanges der Blastomeren einen etwas mehr handgreiflichen Inhalt bekommen haben (pag. 101).

Was die Funktion dieser Einrichtungen am puerperalen Uterus speziell anbetrifft, so liegt die Auffassung nahe, dass die Zelllücken zur Resorption und Fortschaffung verflüssigter Stoffe (Blut, Schleim, Zelldetritus im Uterus post partum) beitragen, während die Zellbrücken die Verbindung der Elemente sichern.

In Bezug auf das Vorkommen der Zelllücken und Zellbrücken überhaupt habe ich mich ebenfalls früher schon geäussert (1, pag. 47 ff.). Es ist nicht zu leugnen, dass das Auftreten oder wenigstens das Sichtbarwerden dieser Einrichtungen etwas launisches hat. Th. Cohn ist der Meinung, es hinge lediglich vom Zufall ab, ob man dieser Dinge ansichtig werde oder nicht, und will niemandem raten, Untersuchungen über diesen Gegenstand anzustellen (pag. 323, 324). Ich bin aber der Meinung, dass es der zukünftigen Forschung vorbehalten bleiben muss, gerade den „Zufall" zu beseitigen und durch Experimente festzustellen, unter welchen Bedingungen diese Dinge auftreten. Dass sich die Natur der Zelllücken und Zellbrücken zu bestimmten Zwecken bedient, kann nicht mehr zweifelhaft sein.

Gerade dafür spricht das weit verbreitete Vorkommen derselben. Wenn ich vor sechs Jahren bei meiner Mitteilung über die Zellbrücken in der Darmmuskulatur die Ansicht aussprach, wir würden mit unseren jetzigen Hilfsmitteln noch recht viele Zellverbindungen auffinden, so hat sich das durchaus bewahrheitet, wie ein Blick auf die auch in dieser Arbeit berücksichtigte neuere Litteratur zeigt.

Pflüger hat seit Decennien in seinen Vorlesungen über Physiologie den Zusammenhang der Nerven, Drüsen und Muskeln in einem „animalen Zellennetz" als physiologisches Postulat bezeichnet und neuerdings öfter auf die Art des Zusammenhanges der Elemente im Körper überhaupt hingewiesen. (Siehe Pflüger, (34) und meine Litteraturangaben 1, pag. 48 ff.) Dieses Postulat hat Heitzmann vom Standpunkte des Mikroskopikers ebenfalls vertreten, aber kaum Beweise für seine phantastischen Anschauungen beigebracht. Der von M. Schultze, Retzius u. a. und besonders von Fr. Merkel (24) nachgewiesene direkte Zusammenhang der Nervenfasern mit ihren Endapparaten ist für viele Objekte nach den Erfahrungen mit der neueren Golgischen Methode augenblicklich fraglich geworden — obgleich wohl das letzte Wort darüber noch nicht gesprochen ist. Umso wichtiger müssen uns deshalb die Verbindungen der Elemente durch die Zellbrücken erscheinen, da nur durch diese zahlreiche physiologische Thatsachen erklärlich sind.

Ergebnisse.

1. Im normalen Uterusepithel des Menschen und vieler Tiere giebt es ausser den gewöhnlichen Cylinderzellen schmale, stärker färbbare Stiftchenzellen, die durch regressive Metamorphose der Cylinderzellen entstehen.
2. Im puerperalen und oft auch im normalen Uterusepithel kommen intercelluläre Spalten (Zelllücken) vor, die bei

manchen Tieren (Meerschweinchen, Kaninchen) von deutlichen Protoplasmafäden (Zellbrücken) durchsetzt werden. Die Zelllücken sind wahrscheinlich bei der Fortschaffung des puerperalen Detritus beteiligt, während die Zellbrücken den Zusammenhang der Zellen sichern.

3. Bei manchen Tieren (Hündin, Kaninchen) hat der Leib der Uterusepithelien post partum eine spongiöse Beschaffenheit. In den Maschen dieses Protoplasma-Netzwerkes liegen bei der Hündin Fetttröpfchen (Strahl). An manchen Stellen treten die Maschen durch die Zellwand (Crusta, F. E. Schulze) hindurch in die benachbarte Zelle und stellen dadurch sehr versteckte Kommunikationen der Zellen her.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Zeichnungen sind mit dem Zeissschen Zeichenapparat angefertigt.

Fig. 1. Schnitt durch die Uterusschleimhaut von Cavia cobaya. 18 Std. post partum. Sublimat-Chromessigsäure, Eosin-Hämatoxylin. Zeiss, Apochromat-Objekt 4,0, Ok. 6, st Stiftchenzellen, sp Zelllücken, g Gefäss.

Fig. 2. Uterusschleimhaut vom Kaninchen, 12—16 Std. post partum. Sublimat-Chromessigsäure. Hämatoxylin-Borax-Karmin. Zeiss, homogene Immersion 1,30.

Apochromat. Okul. 6. Vergrösserung 1000.

Z Zellbrücken und Zelllücken.

Fig. 3. Uterusschleimhaut von Cavia cobaya, 16 Std. post partum. Chromessigsäure, Orange-Hämatoxylin. Zeiss, Homogene Immersion 1,30. Apochrom. Ok. 6. Vergrösserung 1000. Tangentialschnitt durch das Epithel. Die dunkeln Felder sind Querschnitte von Epithelzellen, die sich zu Stiftchenzellen umzuwandeln in Begriff sind.

Fig. 4. Hündin, Uterus 1 Tag post partum. Chromessigsäure - Sublimat. Borax-Karmin, dann Überfärbung mit Eosin. Zeiss, homogene Immersion 1,30. Apochromat. Ok. 8. Vergrösserung 1334. Spongioplasma und helles Hyaloplasma treten hervor. Die Zellgrenzen sind an diesen ca. 1 μ dicken Schnitten vielfach undeutlich und durchbrochen, so dass man an manchen Stellen ein ununterbrochenes Maschenwerk vor sich hat.

Fig. 5. Uterusschleimhaut einer neugebornen Ratte. Sublimat. Eosin-Hämatoxylin. Zeiss, homogene Immersion 1,30. Apochromat. Ok. 6. Vergrösserung 1000. Man sieht basale Protoplasmafortsätze (p) der Epithelzellen in Verbindung mit dem Retikulum der Bindegewebszellen in der Tunica propria.

Litteratur.

1. Barfurth, Über Zellbrücken glatter Muskelfassern. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 38. Mit 1 Tafel. 1891.
2. Derselbe, Zelllücken und Zellbrücken im Uterusepithel nach der Geburt. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Berlin 1896, pag. 23 ff.
3. Derselbe, Über Zellbrücken bei Pflanzen und Tieren. Sitzungsberichte der Dorpater Naturforscher-Gesellschaft. 1891.
4. Boheman, H., Intercellularbrücken und Safträume der glatten Muskulatur. Vorläufige Mitteilung. Mit 6 Abbild. Anat. Anzeiger X. 1895.
5. Bonnet, R., Die Uterinmilch und ihre Bedeutung für die Frucht. Beiträge zur Biologie. Festgabe zum 50jähr. Jubiläum von Bischoff. Stuttgart 1882.
6. Derselbe, Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Haussäugetiere. Berlin 1891.
7. Bruyne, C. de, Contribution à l'étude de l'Union intime des fibres musculaires tisses. Archives de Biologie, T. XII, 1892.
8. Derselbe, Berichtigung zu H. Bohemans vorläufiger Mitteilung über Intercellularbrücken und Safträume der glatten Muskulatur. Mit 3 Abbild. Anat. Anz., X. Bd., 1895.
9. Cloetta, M., Beiträge zur mikroskopischen Anatomie des Vogeldarmes. Archiv f. mikrosk. Anat., 41 Bd., 1893.
10. Cohn, Th., Über Intercellularlücken und Kittsubstanz. (Aus dem anat. Institut zu Würzburg.) Mit 7 Fig. Anatom. Hefte, XV. Bd., 1895.
11. Flemming, W., Über Intercellularlücken des Epithels und ihren Inhalt. Mit 4 Figuren. Anatom. Hefte, 17. Bd., 1895.
12. Friedländer, C., Physiologisch-anatomische Untersuchungen über den Uterus. Leipzig 1870.
13. Garten, Siegfried, Die Intercellularbrücken der Epithelien und ihre Funktion. Archiv für Anat. und Physiol. Physiol. Abteilg. 1895. Mit 2 Tafeln, pag. 401 ff.
14. Hammar, J. A., Über einen primären Zusammenhang zwischen den Furchungszellen des Seeigeleies. Archiv f. mikrosk. Anat., 47. Bd., 1896.
15. Derselbe, Über eine allgemein vorkommende primäre Protoplasmaverbindung zwischen den Blastomeren. Mit 1 Tafel. Archiv f. mikr. Anat., 49. Bd., 1897.

16. Heidenhain, M., Über das Vorkommen von Intercellularbrücken zwischen glatten Muskelzellen und Epithelzellen des äusseren Keimblattes und deren theoretische Bedeutung. Mit 1. Fig. Anat. Anzeiger, 8. Bd., 1893.
17. Heidenhain, R., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Pflügers Archiv, Suppl., 43. Bd., 1888.
18. His, W., Über mechanische Grundvorgänge tierischer Formenbildung. Archiv f. Anat. und Physiol., Anat. Abteil., 1894.
19. Ide, Manille, La muqueuse des cellules du corps muqueux de Malpighi. La cellule. Tome 4. (Citiert nach F. E. Schulze.)
20. Kiersnowski, Dr. med. A., Zur Regeneration des Uterusepithels nach der Geburt. Aus dem vergleichend-anat. Institut der kaiserl. Universität Jurjew (Dorpat). Mit 3 Tafeln. Anatomische Hefte, XIII. Bd., 1894.
21. Klecki, C., Experimentelle Untersuchungen über die Zellbrücken in der Darmmuskulatur der Raubtiere. Inaugural-Diss., Dorpat, 1891. Mit 1 Tafel.
22. Kolossow, A., Über die Struktur des Pleuroperitoneal- und Gefässepithels (Endothels). Mit 1 Tafel. Archiv f. mikr. Anat., 42. Bd., 1893, pag. 318 ff.
23. Kromayer, E., Die Protoplasmafaserung der Epithelzelle. Mit 1 Tafel. Archiv f. mikr. Anat., 39. Bd., 1892, pag. 141 ff.
23a. Langendorff, O., Beiträge zur Kenntnis der Schilddrüse. Archiv f. Physiologie 1889. Suppl.
24. Leydig, F., Altes und neues über Zellen und Gewebe. Zoolog. Anzeiger, 1888. (Spongioplasma und Hyaloplasma, pag. 1.)
25. Derselbe. Biol. Centralblatt, Bd. 12, 1892, pag. 449.
26. Derselbe, Zelle und Gewebe. Bonn, 1885. (Spongioplasma und Hyaloplasma.)
27. Merkel, Fr., Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Mit 15 Tafeln. Rostock 1880.
28. Meyer, Arthur, Die Plasmaverbindungen und die Membranen von Volvox globator, aureus und tertius mit Rücksicht auf die tierischen Zellen. Mit 1 Tafel. Separat-Abdruck aus der Botanischen Zeitung, 1896.
29. Nicolas, A., Recherches sur l'épithelium se l'intestin grêle. Mit 4 Tafeln. Internationale Monatsschrift, 8. Bd., 1891.
30. Noll, A., Beiträge zur Kenntnis des Raubtier-Uterus nach dem Wurf. Aus dem anatom. Institut in Marburg. Anatom. Hefte, 1895.
31. Ogneff, Dr., Einige Bemerkungen über das Magenepithel. Biolog. Centralblatt, 1892. (Citiert nach S. Garten, pag. 430.)
32. Paneth, J., Über die secernierenden Zellen des Dünndarmepithels. Archiv f. mikr. Anatomie, 31. Bd., pag. 113 ff. Mit 3 Tafeln.
33. Pflüger, E., Die allgemeinen Lebenserscheinungen. Rektoratsrede. Bonn, 1889.
33a. Ramón y Cajal, Contribution à l'étude des cellules anastomosées des épitheliums parimenteux stratifiés. Internat. Monatsschrift, III. Bd., pag. 250 ff.
34. Reinke, F., Zellstudien. (Aus dem anatom. Institut in Rostock.) Mit 3 Tafeln und 1 Fig. im Text. Archiv f. mikr. Anat., 43. Bd., 1894, pag. 377 ff.

35. Schaffer, J., Beiträge zur Histologie menschlicher Organe. I. Duodenum. II. Dünndarm. III. Mastdarm. Mit 2 Tafeln. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Klasse, Bd. C, Abt. III, Wien 1891.
36. Schuberg, A., Über den Zusammenhang verschiedenartiger Gewebezellen im tierischen Organismus. Sitzungsberichte der Würzb. Phys.-med. Ges. 1893.
37. Schulze, F. E., Zellmembran, Pellicula, Cuticula und Crusta. Verh. d. anat. Gesellsch., X. Vers. in Berlin 1896, p. 27 ff.
38. Derselbe, Über die Verbindung der Epithelzellen unter einander. Mit 1 Tafel. Sitzungsber. der K. Pr. Akademie der Wissensch. zu Berlin. 39. Bd., 1896.
39. Strahl, H., Untersuchungen über den Bau der Placenta. I. Die Anlagerung der Eier an die Uteruswand. (Fortsetzung.) Archiv f. Anat. und Physiol. Anat. Abteil., Suppl. 1889. Mit 1 Tafel.
40. Derselbe, Der puerperale Uterus der Hündin. Mit 8 Tafeln. Anat. Hefte, XVI. Bd., 1895.
41. Werner, G., Zur Histologie der glatten Muskulatur. Inaugural-Diss. Jurjew (Dorpat), 1894. Mit 1 Tafel.

(Aus dem anatomischen Institut in Rostock.)

ÜBER DIE FUNKTIONELLE STRUKTUR DER MENSCHLICHEN STIMMLIPPE MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DES ELASTISCHEN GEWEBES.

VON

FRIEDRICH REINKE.

Mit 8 Figuren auf Tafel XII.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit will versuchen die funktionelle Struktur des elastischen Gewebes in der menschlichen Stimmlippe nachzuweisen und damit die Reihe der Organe mit typisch funktioneller Struktur des Bindegewebes vermehren.

Nach Roux ist bisher die Zahl derartiger Organe keine sehr beträchtliche. Ausser der Schwanzflosse des Delphins, dem Trommelfell, den Zwischenwirbelscheiben, den Fascien, Muskeln und namentlich den Knochen sind noch nicht sehr viele Organe in dieser Beziehung genauer analysiert worden.

Wenn es auch nicht möglich ist in folgendem den direkten Beweis der funktionellen Entstehung der Struktur der Stimmlippe auf dem Wege des Experiments, wie J. Wolff das an Knochen vermocht, zu erbringen, so glaube ich doch, dass auch der indirekte Schluss aus der ganzen Reihe der strukturellen Eigentümlichkeiten an vorliegendem Organ seine Berechtigung hat, namentlich da durch die beweiskräftigen Arbeiten von J. Wolff und Roux zur Genüge im Prinzip der Nachweis erbracht ist, dass die Struktur bindegewebiger Organe von der Funktion abhängig ist.

Den Anstoss zu dieser Arbeit gab der anatomische Nachweis der Möglichkeit eines abgesackten Ödems des Labium vocale, eines wahren Glottisödems, das bekanntlich gerade aus anatomischen Gründen lebhaft bestritten worden ist.

In meinen „Untersuchungen über das menschliche Stimmband“ (Fortschritte der Medizin 1895) habe ich gezeigt, dass es leicht gelingt, in der Schleimhautfalte der Stimmlippe, zwischen dem elastischen Bande einerseits und dem Epithel andrerseits, durch Leim- oder Luft-Injektion, ein künstliches Ödem zu erzeugen, dessen untere scharfe Grenze durch eine nach oben stark konkave Falte der Schleimhaut, Linea arcuata inferior, begrenzt wird. Diese Linie ist an jedem normalen Kehlkopf als mehr oder minder deutliche Falte sichtbar und steigt rückwärts bedeutend weiter als das Ödem selbst zur Spitze der Arytänoidknorpel empor. Bei dieser Umbiegung nach oben entspricht ihr Verlauf genau der vorderen Kante des Arytänoidknorpels, wie man sich nach Abpräparierung der Schleimhaut leicht überzeugen kann. Sie bildet im wesentlichen anch die untere Grenze der Plattenepithelzone, und stellt den Rand der Rima glottidis dar, die eben dorsalwärts stark emporsteigt. Die obere Begrenzungslinie des Ödems, Linea arcuata superior, bildet ebenfalls im Wesentlichen die laterale Grenze des Plattenepitheltorritoriums. Beide Linien stellen Verwachsungslinien des Perimysiums des M. vocalis mit der Schleimhaut dar und setzen der Injektionsmasse eine fast undurchdringliche Barriere, während sich jenseits dieser beiden Linien, wie namentlich M. Hajek gezeigt hat, sehr leicht künstliche Ödeme der Schleimhaut erzeugen lassen.

Zur Erläuterung dieser Verhältnisse, auf die ich unten noch weiter einzugehen habe, mögen (für die Leser denen meine frühere Arbeit unbekannt geblieben) beifolgende naturgetreue Abbildungen dienen. Fig. 1 zeigt einen ganz frisch, in Müllerscher Lösung konservierten, median durchschnittenen Kehlkopf eines kräftigen Hingerichteten von 25 Jahren. Hier ist die Linea arcuata inferior sehr deutlich. Fig. 2 zeigt dieselben Verhältnisse bei einem zehnjährigen Knaben. Fig. 3 und 4 zeigen einen männlichen und einen weiblichen Kehlkopf mit künstlichem Glottis-

ödem. Fig. 5 einen männlichen Kehlkopf mit Glottisödem im Frontalschnitt. Fig. 6 endlich veranschaulicht nach Luftinjektion und sagittalem Scheerenschnitt die Anheftung der Schleimhaut in den beiden oben genannten Linien und die leichte Lösbarkeit derselben vom Lig. vocale.

Diese Bilder veranlassten mich zu der Frage, woher kommt es, dass fast genau an der Grenze des Plattenepithelterritoriums der Stimmlippe die Schleimhaut mit der Unterlage, für Flüssigkeiten und Luft fast undurchdringlich, verwachsen ist. Ein genaueres Studium der Bindegewebsverhältnisse der Propria schien mir Aufklärung zu versprechen. Bei dieser Gelegenheit ergaben sich die im folgenden dargestellten Verhältnisse.

Methode der Untersuchung.

Das Ligamentum vocale und die Schleimhaut des Kehlkopfs sind vielfach auf die elastischen Fasern hin untersucht worden, seitdem Lauth im Jahre 1835 sie hier entdeckt hatte. Namentlich auch C. L. Merkel, der Onkel unsers Jubilars, hat sich eingehend hiermit beschäftigt. Allein die früher üblichen Methoden der dicken Schnitte und der Kalilaugen- und Essigsäurebehandlung vermochten nur unvollkommen das elastische Skelet darzustellen. Serienschnitte in frontaler und horizontaler Richtung und eine sehr scharf differenzierte Färbung, wie die Orceinfärbung nach Tänzer und Unna, sie liefert, führen zu exakteren Resultaten.

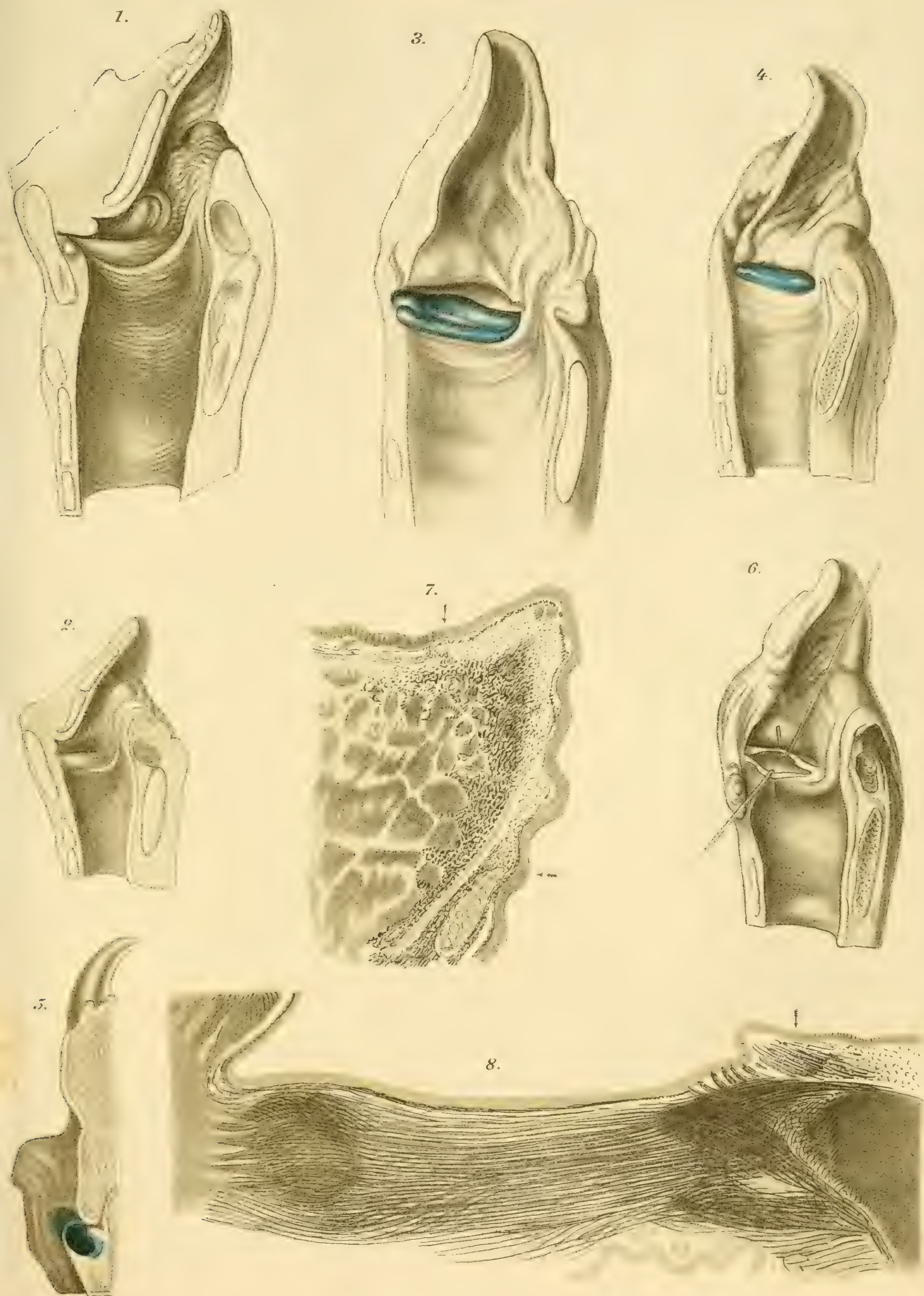
Als Material dienten ausschliesslich menschliche Kehlköpfe, die in Alkohol gehärtet sein müssen, da die Orceinmethode nach Behandlung mit Müllerscher Flüssigkeit leider versagt. Als Einbettung muss Paraffin genommen und müssen die Schnitte aufgeklebt werden. Celloidineinbettung ist der Färbung ebenfalls ungünstig. Die Stimmlippe des Erwachsenen, obschon an ihr die elastischen Fasern an und für sich deutlicher ausgeprägt

sind, liefert naturgemäss lange nicht so übersichtliche Bilder namentlich auf horizontalen Schnitten, also Längsschnitten des Lig. vocale, als die der Kinder, und gebe ich deshalb hier nur Abbildungen der Stimmlippe eines 9 monatlichen Kindes. Der Vergleich mit dem des Erwachsenen lehrt, dass das Prinzip im grossen und ganzen dasselbe ist.

Beschreibung der Befunde.

Bekanntlich bildet, ausser dem M. vocalis, das hauptsächlich aus elastischen Fasern bestehende Lig. vocale die eigentliche Grundlage der Stimmlippe. Schon am makroskopischen Präparat sieht man, dass dasselbe am Processus vocalis entspringt und zwar ziemlich breit, indem der Ursprung besonders oben und medial den Fortsatz umfasst und nur an der lateralen Seite und unten Platz für den Ursprung des M. vocalis lässt. Die mikroskopische Untersuchung der Horizontal- und Frontalschnitte zeigen, dass nur ein mittlerer Teil der elastischen Fasern direkt aus den Fasern des elastischen Knorpels, der die vordere Spitze und den vordern Rand des Processus vocalis bildet, entspringt, ein grosser äusserer Teil der Fasern kommt aber sowohl oben wie lateral und medial, vom Perichondrium her, dass hier fast ganz aus elastischen Fasern besteht.

Der Verlauf der elastischen Fasern im Knorpel und Periost, ferner im eigentlichen Anfang des Randes ist folgender: Im Beginn des elastischen Knorpels durchkreuzen sich die Fasern in allen Richtungen, alsbald aber nehmen sie eine deutlich parallel sagittale Richtung ein. Die medialen und lateralen elastischen Fasern des Periost kreuzen sich zum grossen Teil vor der vordern Kante und Spitze des Processus vocalis in Kurven, die, wie man teilweise deutlich erkennen kann, sich im rechten Winkel schneiden. Alle diese Fasern bilden nun kurz vor dem elastischen Knorpel ein dichtes Geflecht aus dem dann die Fasern



Gez. v. Reinke u. Matthes.

Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig. Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

in annähernd paralleler Richtung, sagittal nach vorwärts ziehen. Noch weiter lateral bekommen sie einen Zuschuss von Fasern, die zwischen den Bündeln des M. vocalis hervorkommen und schliesslich durch Vermittlung des Perimysiums auch wohl vom Processus vocalis ihren Ursprung nehmen.

Das so entstandene Band ordnet sich mit seinen Fasern derartig auf dem M. vocalis, mit dessen Perimysium es ganz fest verwächst, dass es wie ein Giebeldach auf ihm liegt. Der Giebel entspricht dem freien Rand der Stimmlippe, die eine Seite des Daches ist horizontal gegen den Boden des Ventrikel, die andere nach medial und unten gegen das Lumen des Kehlkopfs gerichtet. Diese letztere Seite ist die bedeutend stärkere und namentlich in der Mitte des Processus vocalis, also in der hintern Partie des Lig. vocale tritt am Querschnitt ein besonders starkes Bündel hervor. An Schnitten aus der Mitte, wie Abbildung 9 darstellt, ist dies Verhältnis weniger deutlich ausgeprägt. Die elastischen Fasern liegen teilweise noch zwischen den Bündeln des Muskels, ja einige Muskelfasern sind ganz in das Band eingebettet. Dort wo das Band mit dem Perimysium eng verwachsen, findet sich in ihm auch ein sehr festes Gewebe aus zahlreichen kollagenen Bindegewebsfasern.

In der mittleren Partie des Bandes verlaufen die Fasern nun wesentlich parallel und sagittal. Bei der Ruhelage des Processus vocalis sind aber sehr deutlich zwei grosse Abteilungen des Bandes zu unterscheiden. Der eine, dicht dem Muskel anliegende, ist ausserordentlich dicht und kann man ihn nur an feinen Schnitten der einzelnen Fasern erkennen, der andere, ebenfalls beträchtlich breite Teil umgiebt den ersteren, seine Gestalt nachahmend, als helle Zone auf Quer- und Längsschniten deutlich erkennbar. Während die tiefere, dichtere Partie des Bandes eine nach dem freien Rand der Stimmlippe zu konkave Biegung zeigt, wie der Längsschnitt es besonders gut erkennen lässt, sind die lockern Fasern mehr gerade gerichtet.

Nach Angabe der Autoren (C. L. Merkel) sollen die elastischen Fasern des Lig. vocale einfach und im Gegensatz zu den sonst bekannten elastischen Fasern ohne Anastomosen verlaufen. Dies ist nicht richtig. Die Fasern zeigen auch hier Anastomosen, allein diese sind so fein, dass man sie nur bei scharfer Färbung und starker Vergrösserung sieht, in der Fig. 6 sind sie nicht erkennbar. Die Hauptfasern aber sind so ausserordentlich dick, so dass allerdings die feinen anastomotischen Fäserchen dagegen gar nicht ins Auge fallen.

Alle diese Fasern, sowohl die tiefe Schicht der dichten, wie die oberflächliche Schicht der lockern werden vorn am Schildknorpel zu dem bekannten elastischen Knötchen zusammengefasst. Dies Knötchen, das durch die Schleimhaut als Macula flava durchschimmert, besteht aus einer stärker färbbaren Substanz ähnlich der dichten Substanz vor dem Processus vocalis mit einzelnen eingestreuten Knorpelzellen. Die Fasern verlaufen in ihm leicht gebogen, teilweise gekreuzt, von hinten nach vorn. Nur an der medialen Partie findet regelmässig eine stärkere Durchflechtung statt. Schliesslich werden die Fasern in eine Reihe kurzer dichter Bündel zusammengefasst, zwischen denen in senkrechter rechtwinkliger Richtung Blutgefässe und Drüsenausführungsgänge liegen, und diese setzen sich an das Perichondrium des Schildknorpels fest. Dies letztere besteht aus sehr stark verflochtenen dicken Bündeln kollagener Bindegewebsfasern, doch kommen auch hier feine elastische Fasern vor, die aber hauptsächlich eine vertikale Richtung haben. Ausser diesen wesentlich aus elastischen Fasern bestehenden Lig. vocale finden wir in der eigentlichen Schleimhaut eine sehr wenig entwickelte Propria, die sich, wie B. Fränkel zuerst gezeigt und Benda sehr genau studiert hat, im wesentlichen zu Leisten erhebt, die, zehn bis zwanzig an der Zahl, sagittal und parallel verlaufen. Am hintern Ende des Bandes, gegenüber der Spitze

des Processus vocalis und dicht an der Linea arcuata inferior finde ich auf Quer- und Längsschnitt konstant eine kleine Partie mit Papillen oder kürzeren Leisten, was dem Befunde Bendas entsprechen dürfte.

Dieses submuköse Gewebe enthält ebenfalls elastische Fasern, die man nicht mit den lockeren Fasern der oberflächlichen Schicht des Lig. vocale, an die sie sich allerdings ohne Unterbrechung anlegen, verwechseln darf. Sie sind erstens dichter wie jene, sodann gehen sie ihrer Hauptsache nach weder in das Periost des Processus vocalis nach vorn in das elastische Sesambein über. Auf Quer- und Längsschnitten erkennt man sie deutlich als oberflächlichste dichtere Schicht, gleich unterm Epithel.

Der Verlauf dieser subepithelialen Fasern ist nun in sofern merkwürdig als sie durchaus dem Verlauf der Bandfasern parallel und sagittal ziehen. Sie bilden eine Art von feiner elastischer Membran unterm Epithel stets parallel mit den Leisten liegen sie manchmal in diesen selbst, manchmal ziehen sie an ihrer Basis dahin. Nur am hintern Ende, wo das dichte elastische Gewebe von der Spitze des Processus vocalis liegt, entsprechend dem hintern Winkel der Stimmlippe, finde ich konstant eine Verlaufsänderung. Hier kommen stark flechtartig verbundene vertikale Fasern vor, sodann, entsprechend den hier vorhandenen Papillen gehen die Fasern auch senkrecht gegen die Epithelfläche in die Papillen hinein, sie entsprechen hier also genau dem Verhalten der elastischen Fasern in der Propria der Zunge und ihren Papillen und den Cutispapillen der Haut. Dorsalwärts vom hintern Winkel der Stimmlippe verläuft am vordern Rande des Processus vocalis die Linea arcuata nach oben. In dieser Schleimhautfalte liegen besonders zahlreiche wesentlich wieder schräg sagittal verlaufende elastische Fasern, während noch weiter rückwärts die Richtung derselben eine entschieden vertikale ist. Vorn finden sich auch, aber nicht konstant am Sesambein einige Papillen, mit dem gleichen Verhalten der elastischen Fasern.

Deutung der Befunde.

Das Prinzip der Struktur der Stimmlippe mit ihrem geschichteten Pflasterepithel, den bindegewebigen, parallel und sagittal ziehenden Leisten, den ebenso verlaufenden Blutgefässen und den in der Propria liegenden elastischen Fasern, die einen gleichen Verlauf haben wie die Hauptrichtung der Fasern des Lig. vocale und des M. vocalis, beruht offenbar auf funktioneller Anpassung.

Die so genau bekannte Funktion der Stimmlippe ist in der Hauptsache folgende: Erstens die Glottis zu verengern und zu erweitern. Zweitens das Stimmband zu spannen. Die erstere Wirkung wird dadurch erzielt, einmal, dass die Muskeln, welche in medianwärts konkavem Bogen an der Seitenwand des Kehlkopfs verlaufen, bei der Kontraktion sich gerade strecken, sodann dadurch, dass der Processus vocalis durch Muskelwirkung sich median- und abwärts wendet zur Verengerung, oder aufwärts zur Erweiterung der Rima glottidis.

Die zweite Wirkung, die Spannung des Lig. vocalis, tritt ein beim Auseinanderrücken ihrer Endpunkte an der Cart. thyreoidea und an der Cart. arytaenoidea.

Die Fasern des Lig. vocale werden bei der Spannung der Stimmlippe hauptsächlich in der sagittalen Zugrichtung in Anspruch genommen; dagegen erfahren sie in der auf der ersteren senkrecht stehenden Richtung einen Druck durch diejenige Muskelkontraktion, die die Verengerung besorgt. Diesem Druck werden die Fasern zwar zunächst einfach auszuweichen streben, allein da, wie wir gesehen haben, die tiefe Abteilung in der Ruhelage einen wenn auch nur flachen lateralwärts konvexen Bogen bilden, so wird sich dieser Druck bei Feststellung der Knorpel doch alsbald durch Spannung der Fasern bemerkbar machen müssen. Ein Bindegewebslager aus verwirrten Fasern,

das einer, stets in derselben Richtung wirkenden Zugbeanspruchung unterworfen ist und einem Druck unterliegt, der senkrecht zur Zugrichtung wirkt, so werden nur die in der Richtung des Zuges gelegenen Fasern voll beansprucht werden, die abweichend davon liegenden dagegen nur nach dem Cosinus ihrer Richtungsabweichung. Nach *Roux*s Untersuchungen über die Struktur der Delphinflosse wird in diesem Fall eine Verdickung und Vermehrung der Fasern in der Richtung des Zuges und der gegen den Druck senkrechten Richtung auftreten. Die gegen die Zugrichtung schräg verlaufenden Fasern werden dabei funktionslos und fallen dem Schwunde anheim.

Die Fasern des Lig. vocale werden nun in einer konstanten Zugrichtung in Anspruch genommen, nämlich der sagittalen, und sind einem senkrecht auf dieser Richtung lastenden Druck ausgesetzt. Die Funktion des Ligament. vocale besteht ganz ähnlich wie die Funktion der Lig. flava der Wirbelsäule darin, dass es vermöge seiner Elasticität dehnbar, nach Aufhören der dehnenden Kraft aber, ohne Kräuselung wieder sich zusammenziehen und somit die Ruhelage der Stimmlippe wieder herzustellen im Stande ist.

Thatsächlich finden wir nun in diesem Band die der Zugrichtung entsprechenden elastischen Fasern sehr verdickt, während die schrägen Anastomosen auf ein Minimum beschränkt und atrophiert erscheinen.

Ausserdem finden wir die Faserung des Netzknorpels an der Spitze des Processus vocalis zum Teil sehr deutlich nach dem Prinzip der *Culmann*schen Trajektorien gebaut, in dem sie als Kurven verlaufend sich unter rechtem Winkel schneiden. Ganz ähnlich wie wir das von der Architektur der Spongiosa her kennen.

Noch auffallender als im Lig. vocale selbst ist die sekundäre funktionelle Anpassung in der Propria der Schleimhaut ausgeprägt. Erstens sind hier die Papillen in

Leisten umgewandelt, die der Zugrichtung des Lig. vocale folgen und auf deren funktionelle Struktur Benda bereits aufmerksam gemacht hat. Sodann verlaufen die Gefässe fast ohne Ausnahme parallel der Zugrichtung. Endlich aber sind die elastischen Fasern im Gegensatz zu sonstigen Schleimhäuten z. B. auch im Gegensatz zur Plica ventricularis, hier im subepithelialen Lager, der Zugrichtung des Lig. vocale folgend, sagittal angeordnet. Besonders bemerkenswert und unserer Ansicht prinzipiell entsprechend, findet sich, im Gegensatz hierzu, eine Stelle der Propria, schräg vor dem vorderen Rande des Processus vocalis und dicht vor und über der Linea arcuata inferior, wo statt Leisten Papillen sich finden und wo die elastischen Fasern ganz wie bei anderen Schleimhautpapillen sich verhalten, also senkrecht gegen die Faserung des Lig. vocale stehen. In Fig. 7 ist dies deutlich zu sehen.

Dieses Verhalten ist aber deshalb interessant, weil es sich an einen Punkt der Schleimhaut findet, auf den der Zug nicht in einer bestimmten Richtung, sondern in sehr verschiedenen Richtungen wirkt. Denn es ist, wie die Orceinpräparate lehren, hier die Schleimhaut fest mit dem elastischen Gewebe vor der Spitze des Arytänoidknorpels verwachsen. Es wird also diese Schleimhautpartie, ohne wesentlich sagittaler Dehnung ausgesetzt zu sein, alle Bewegungen des Processus vocalis mitmachen, wie man sich leicht am Kehlkopfpräparat überzeugen kann. Es ist dies die Grenze zwischen der Pars intermembranacea und intercartilaginea der Rima glottidis. Dagegen finden wir gleich hinter ihr wieder mehr schräg sagittal gerichtete Fasern, offenbar weil hier wieder der Zug bei Bewegung des Processus vocalis, wie im membranösen Teil, in einer Hauptrichtung wirkt. Noch weiter nach hinten finden wir nur vertikale Fasern.

Es ist also der speziellen Funktion der Stimmlippe das elastische Skelett derselben durchaus angepasst. An denjenigen Stellen wo die Formation

des gewöhnlichen Schleimhauttypus in die funktionell angepasste Formation übergeht, finden wir bindegewebige Barrieren gebildet, die als sekundäre funktionelle Erscheinung ein abgekapseltes Ödem ermöglichen können.

Zusammenfassung der Resultate.

Die funktionelle Struktur der menschlichen Stimmlippe findet ihren Ausdruck in folgenden morphologischen Verhältnissen:

1. Die elastischen Fasern des Lig. vocale sind, entsprechend der konstanten Richtung des Zuges und senkrecht zur konstanten Richtung des Druckes stark ausgebildet, während die zu diesen beiden Richtungen schräg verlaufenden Anastomosen fast ganz atrophisch geblieben sind.

2. Die Propria der Schleimhaut trägt, anstatt Papillen, Leisten, die in der Richtung des konstanten Zuges sich ausgebildet haben.

3. Die elastischen Fasern sowie die Gefässe der Propria verlaufen parallel der Richtung der Leisten ebenfalls der konstanten Zugrichtung entsprechend.

4. Dort wo am hintern Teil der Plica vocalis eine Stelle sich findet, die in sehr verschiedenen Richtungen dem Zuge ausgesetzt ist, ist die Propria zu Papillen mit senkrecht zu ihrer Achse verlaufenden elastischen Fasern erhoben.

5. Das Territorium des Pflasterepithels der Stimmlippe entspricht im ganzen dem Ort der grössten Dehnung und Verschiebung der tieferen Teile.

6. Die Grenzen des künstlichen Ödems entsprechen topographisch der Übergangsstelle der funktionell umgeänderte Struktur in die typische Formation.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Kehlkopf eines 25 jährigen Hingerichteten, durch Müllersche Flüssigkeit fixiert und median durchschnitten. Rechte Hälfte. Verlauf der Linea arcuata inferior, die Begrenzungslinie der Rima glottidis.

Fig. 2. Kehlkopf eines 10 jährigen Knaben. Wie Fig. 1.

Fig. 3. Rechte Hälfte eines männlichen menschlichen Kehlkopfes. Künstliches Ödem der Stimmlippe durch Leiminjektion.

Fig. 4. Dasselbe, weiblich.

Fig. 5. Künstliches Ödem der Stimmlippe eines Mannes durch Leiminjektion. Frontalschnitt.

Fig. 6. Künstliches pneumatisches Ödem der Stimmlippe. Durch einen sagittalen Scheerenschnitt ist die Schleimhaut geöffnet und auseinandergezogen um die festen Grenzen des Ödem und das Lig. vocale zu zeigen.

Fig. 7. Frontalschnitt der mittleren Partie der Stimmlippe eines 9 monatlichen Kindes. Links der M. vocalis, darüber eine tiefere dichte und eine oberflächlichere lockere Partie des Lig. vocale. Die elastischen Fasern mit Orcein gefärbt, sind alle quer getroffen. Dicht unterm Epithel eine Schicht quergetroffener elastischer Fasern der Propria der Schleimhaut angehörend. An der dem Lumen zugekehrten medialen Seite finden sich einige Leisten der Propria. Die Pfeile bezeichnen die Grenzen des geschichteten Plattenepithel.

Fig. 8. Horizontalschnitt der Stimmlippe eines 9 monatlichen Knaben. Die elastischen Fasern schwarz. Rechts die Spitze des Processus vocalis, links das elastische vordere Knötchen. Dazwischen die elastischen Fasern des Lig. vocale, woran eine laterale dichte und eine mediale lockere Schicht zu unterscheiden sind. Rechts in der Propria einige Papillen mit elastischen Fasern. Davor rechts eine kurze Strecke schräg verlaufender subepithelialer elastischer Fasern. Während der grösste übrige subepitheliale Teil der elastischen Propriafasern parallel den Fasern des Lig. vocale gerichtet ist. Der Pfeil zeigt die Grenze des geschichteten Plattenepithels an, welches vorn ununterbrochen von einer Stimmlippe auf die andere übergeht.

[Aus dem vergleichend-anatomischen Institut in Dorpat (Jurjew)[1]].

ZUR
ENTWICKELUNG DER MILZ.

VON

OSKAR WOIT,
ARZT.

Mit 32 Figuren auf Tafel XIII/XVIII.

[1]) Die Arbeit wurde von der medizinischen Fakultät in Jurjew (Dorpat) mit der goldenen Medaille gekrönt. Der Verfasser hat später auf meinen Wunsch in einigen Punkten seine Untersuchungen ergänzt. Die Drucklegung der Arbeit wurde hierdurch und durch meine Übersiedelung nach Rostock verzögert. Dietrich Barfurth.

Die Litteratur über die Entwickelung der Milz ist nicht gross. Erst in neuerer Zeit lenken Pankreas und Milz die Aufmerksamkeit vieler Forscher auf sich. Die so höchst merkwürdige Entstehung des Pankreas aus mehreren getrennten Anlagen, die nachher zu einer einzigen verschmelzen; die nicht minder auffallende Thatsache des innigen Zusammenhanges von Pankreas und Milz in frühen Entwickelungsstadien, während sie später von einander getrennt sind und von Grund aus verschiedene Funktionen haben, sind ganz darnach angethan ein grösseres Interesse für sich zu beanspruchen.

K. E. v. Baer ist der erste, der uns Einiges über die Entwickelung der Milz mitteilt. Er hat sie am Hühnchen zuerst am fünften Tage als ein blutrotes Körperchen im Netz gesehen. Im nächsten Stadium (8.–10. Tag) hat er sie weiter vom Magen entfernt gefunden, gehalten von einem Blatt, das zum Magen geht. Dieses Blatt ist sehr dünn und hat vollständig die Beschaffenheit des Netzes.

Nach Meckel tritt die Milz erst dann auf, nachdem sich die gallbereitenden oder Leberorgane und die Speichelorgane gebildet haben. Er betrachtet sie als zu den gallbereitenden Organen gehörig und hält es für höchst wahrscheinlich, dass die Speichel- und Gallorgane anfänglich eins sind, weil sich anfangs nur eine Art von Nebenorganen am Darm findet und

weil sie sich stets in geringer Entfernung oder oft selbst dicht neben einander in den Darmkanal öffnen.

Diese Annahme Meckels von einer gemeinsamen Anlage der Nebenorgane des Darmkanals wird nicht von Valentin geteilt. Nach ihm scheint die Milz jedenfalls aus einer selbstständig abgelagerten Bildungsmasse an der linken Seite des Magens zu entstehen und mag vielleicht ihrem Hauptteile nach dem Schleimblatte, im ganzen aber dem Gefäss- und Schleimblatte zugleich anzugehören. Was die Zeit ihres Auftretens anbelangt, so hat sie Meckel beim Menschen im zweiten Monate, Burdach in der zehnten Woche als ein kleines, weissliches, an beiden Enden zugespitztes, gelapptes Körperchen beobachtet, welches horizontal und mehr nach der Bauchseite hin gekehrt liegt.

Reichert macht uns Mitteilungen von der Milz des Hühnchens und der Froschlarve. Von der des ersteren giebt er an, dass sie über dem Muskelmagen mitten in der Substanz des Mesenteriums entstehe. An der Froschlarve liegt sie im Mesenterium zwischen den beiden Peritonealwänden, etwas entfernt von der Wirbelsäule. Er hält es für gewiss, dass sie hier zum Gefässsystem des Darmes in nächster Beziehung steht, doch ist ihm ihre Bedeutung nicht klar geworden.

Bischoff, der eigene Beobachtungen mitteilt und auch die Untersuchungen Arnolds referiert, hat die Entwickelung der Milz erst, nachdem Darm und Magen gebildet und als solche erkennbar sind, an der linken Seite und dem Fundus des letzteren beobachtet. Nach Arnold, dessen Untersuchungen eine besondere Beachtung verdienen, entsteht sie beim menschlichen Embryo in der 7.—8. Woche zugleich mit dem Pankreas aus dem Duodenum. Beide bilden anfänglich eine gemeinschaftliche Masse, welche sich vom Zwölffingerdarm aus gerade nach links und dann nach oben gegen die linke Seite des Magens hinzieht. Das linke obere Ende schnürt sich frühzeitig von dem übrigen

Teile ab, ist im Anfang dem Äusseren nach gleichartig mit diesem, erhält aber bald zahlreiche Gefässe und unterscheidet sich durch seine Röte von dem eigentlichen Pankreas. Bischoff hat bei Rindsembryonen ebenfalls mehreremal diesen Zusammenhang der Milz mit dem Pankreas beobachtet, allein er glaubt nicht, dass sie einen gemeinschaftlichen Ursprung haben, er nimmt an, dass nur das Blastem beider Organe verschmilzt. Das Blastem des Pankreas geht nach ihm vom Duodenum aus, das der Milz aber von der grossen Kurvatur des Magens. Beide stossen vor der Wirbelsäule zusammen. So wie sich aber Drüsen durch histologische Sonderung in diesen Blastemen entwickeln, sind sie schon von einander getrennt und verschieden. Später, wenn das Blastem ganz verwendet ist, trennen sich beide Organe auch ganz von einander.

Abweichend von der eben mitgeteilten Entstehungsweise und mehr in Übereinstimmung mit den früheren erscheint nach Remak die Milz beim Hühnchen am Schluss des fünften, oder zu Anfang des sechsten Tages in der Nähe des Pankreas innerhalb der Mittelplatten als ein unpaares, ovales, weisses, gefässloses Körperchen von höckeriger Oberfläche. Blutgefässe zeigen sich erst später zwischen den Höckerchen, während die letzteren auseinanderrücken und ihr farbloses Aussehen bewahren. Die Höckerchen hält er für die Anlagen der Malpighischen Milzkörperchen. Nach ihm ist die Milz unzweifelhaft ein Erzeugnis des mittleren Keimblattes.

Gray (citiert in Maslowski) hat nahezu zu derselben Zeit als Remak am Hühnchen die Entstehung der Milz beobachtet. Der Tag ihres Auftretens stimmt mit der Angabe Remaks überein. Anfangs besteht sie aus einer kleinzelligen Masse, in welcher sich nachher Bindegewebe und Gefässe entwickeln. Am siebenten Tage nimmt sie eine rote Färbung an, und am achten findet man in ihr bereits Trabekel. Die Milzvene entwickelt sich am 13. Tage, die Arterie etwas früher.

Dass die Milz bei allen Wirbeltieren aus einem Abschnitt des Peritonäum hervorgeht, lehrt uns auch W. Müller. Die Lage dieses Abschnittes ist aber bei den einzelnen Abteilungen verschieden. Bei den Schlangen ist es der Bauchfellüberzug des oberen Endes des Pankreas, bei den Fischen, Fröschen und Schildkröten das Mesenterium des Dünn- resp. Dickdarmes, bei den Salamandrinen, Sauriern, Vögeln und Säugetieren eine Verlängerung des Mesogastrium, aus welcher das Organ sich entwickelt. Die erste Anlage tritt auf in Form einer gleichförmigen Verdickung des Peritonäum, bedingt durch Vermehrung der, dasselbe zusammensetzenden embryonalen Bildungszelle. Diese Verdickung erfolgt sehr früh.

Den Autoren, die einen mesenterialen Ursprung der Milz annehmen, schliesst sich auch Peremeschko an, obgleich er in einigen Punkten mit Arnold übereinstimmt. Nach ihm entwickelt sich die Milz im Gekröse des Magens neben dem Pankreas und zwar im Zusammenhang mit ihm stehend, zu einer Zeit, in welcher der Magen sich schon durch seine Gestalt vom übrigen Darmtrakt unterscheidet (Schweinsembryo von 1 cm). Die Entwickelung beginnt mit Vermehrung und gleichzeitiger Differenzierung der Zellen des Gekröses. Die Milz eines Schweinsembryo von 2 cm Länge besteht aus runden oder länglichen Zellen und enthält kein faseriges Gewebe; ferner sieht man die Lumina der grossen Gefässe zwischen den Zellen. Die Abschnürung der sich entwickelnden Milz vom Pankreas geschieht früh, so dass man bei Schweinsembryonen von 3 cm Körperlänge keine Verbindung mehr sehen kann; bei Rindsembryonen kann man in dem Stadium, wo sich die Milz vom Pankreas abschnürt (weniger als 7 cm Länge) die Milz mit unbewaffnetem Auge als ein kleines, rotes, längliches, auf der oberen Hälfte der grossen Magenkurvatur aufsitzendes Körperchen erkennen.

Dieselben Beobachtungen einer Abschnürung der Milz von

der Pankreasanlage wie die eben referierten, hat auch Goette am Hühnchen gemacht. Wenn nämlich das Pankreas seine Stellung rechts vom Magen eingenommen, hat Goette am sechsten Tage die Faserwand dieses Organs am dicken Ende, welches links mit dem Magen sich verbindet, hügelartig hervorwuchern und sich mehr und mehr als ein etwa bohnenförmiges Körperchen vom Pankreas abschnüren gesehen. Dieses Körperchen, die Anlage der Milz, ist nach vorn und rechts stark konvex gewölbt, während es an der Verbindungsstelle mit dem Pankreas eine ziemlich gerade Kante hat. Diese Lage vor und rechts vom Pankreas verlässt die Milz bald und erreicht durch verschiedene Wachstumsänderungen am neunten Tage den Drüsenmagen — ihre bleibende Lage.

Auch Schenck tritt für eine gemeinschaftliche Anlage für die Milz und das Pankreas ein. Er betont ausdrücklich, dass die Milz und das Pankreas nicht nur nebeneinander gelagert sind, sondern dass sie auch aus einer Zellenmasse ihr Bildungsmaterial nehmen, nämlich aus der Urwirbelmasse, welche im Mesenterium oder Mesogastrium liegt. Die Anlage der Milz ist zu einer Zeit zu sehen, in der man die Leber als unilobulär und im Pankreas Zellgruppen von Enchymzellen sieht. Sie liegt im Embryo des Huhnes und der Säugetiere zum Teil vorne, die grössere Masse ist aber links gelegen. Später tritt eine Differenzierung der Zellen innerhalb der Milz auf. Mit dieser Differenzierung zugleich geht eine Trennung des Pankreas und der Milz einher, welche anfangs durch eine breite Verbindungsbrücke vereinigt sind, die allmählich dünner wird, jedoch nicht vollständig schwindet, sondern längere Zeit als eine gleichmässige Zellenmasse vorhanden ist, bis sie später zur Bildung des Peritonäums verwendet wird. Bald darauf treten die weiteren Veränderungen im Innern der Milz auf, die zu ihrer definitiven Ausgestaltung führen.

Kölliker hat die Entwickelung der Milz an Kaninchen-

embryonen studiert. Er hat sie am 18. Tage im Magengekröse hinter dem Pankreas sehr unentwickelt angetroffen und zwar so, dass sie ihm nur als eine etwas gefässreichere Stelle des Mesogastrium erschien, wogegen am 20. Tage das Organ schon deutlich vom Pankreas geschieden war. Beim Menschen wächst die Milz, verglichen mit der Leber, ungemein langsam. Anfangs aus kleinen Zellen bestehend entwickeln sich erst im 3. Monat Gefässe und Fasern in dem Organ, welches dann bald blutreich wird.

In seiner ersten Veröffentlichung über die Entwickelung des Bombinator igneus glaubt Goette auf Grund seiner Beobachtungen am Hühnchen auch hier die Milz als Abschnürungsprodukt des Pankreas annehmen zu müssen. Er bezieht darauf eine solide Verdickung am Ende der Bauchspeicheldrüse. In seinem später erschienenen Hauptwerk ist er jedoch davon abgekommen. Er teilt dort mit, dass die Milz keine ursprüngliche, morphologische Anlage hat, sondern dass sie im Mesenterium des Mitteldarmes, nahe der Wurzel der Arteria mesenterica im Anfange der zweiten Larvenperiode als ein flaches Häufchen indifferenter, rundlicher Zellen mit granulierten deutlichen Kernen erscheint, die er deshalb, und weil alle umgebenden Zellen bereits differenziert erscheinen, für direkte Abkömmlinge der Dotterbildungszellen hält. In den Blutbahnen sind dieselben zu der angegebenen Zeit schon sämtlich in der Umwandlung in vollständige Blutkörperchen begriffen. Zerdrückte er die Milzanlage einer etwas älteren Froschlarve (die die Hälfte ihrer vollen Rumpflänge hatte), so nahm er eine grosse Menge freier ungefärbter, wasserheller Zellen wahr mit grossen zarten leicht granulierten Kernen und spärliche Blutzellen. Die ersteren waren verschieden gross und boten zahlreiche Teilungserscheinungen dar. Im Herzblut derselben Larven fand er unter der Masse gelber Blutzellen einige den Milzzellen ähnliche Elemente aber in spärlicher Anzahl. An noch etwas grösseren Larven

hatte die Zahl der weissen Zellen im Herzblute ansehnlich zugenommen. Da nun von allen Lymphgefässen allenfalls der subvertebrale Lymphgefässstamm des Schwanzes eine sehr geringe Anzahl von Lymphzellen liefern könnte, eine andere Quelle der weissen Blutzellen bei den Batrachiern, denen bekanntlich die Lymphdrüsen fehlen, nicht ausfindig zu machen ist, so hält er es für mehr als wahrscheinlich, dass jene weissen Blutzellen und die Milzzellen als direkte Abkömmlinge der Dotterbildungs- oder embryonalen Blutzellen, identisch sind.

Nach einem grösseren Zeitraum, in dem wir nichts Neues über die Entwickelung der Milz veröffentlicht finden, folgt Toldt mit seinen Beobachtungen an menschlichen Embryonen. Er hat die Milzanlage bereits am Beginn der sechsten Woche in seiner Schnittserie gesehen, als einen stumpf dreieckigen, breit aufsitzenden Vorsprung an der lateralen Fläche des Mesogastrium. Von dem Gewebe des letzteren ist sie deutlich abgegrenzt, nicht etwa durch eine Grenzlinie, sondern durch eine auffallend verschiedene Anordnung der zelligen Elemente, die im Gegensatz zu der regelmässigen Anordnung im Mesogastrium in der Milzanlage völlig unregelmässig geordnet sind. An der freien Oberfläche der Milzanlage hat er ein aus kurz-cylindrischen Zellen gebildetes Epithel gesehen, das stellenweise zweischichtig ist und bald deutlich, bald undeutlich oder auch gar nicht von der darunter liegenden Zellenmasse abgegrenzt erscheint. Dieses Epithel ist die unmittelbare Fortsetzung des das Mesogastrium bekleidenden Cölomepithels, welches dies- und jenseits der Milzanlage und an der ganzen medialen Fläche des Mesogastrium viel dünner, durchwegs einschichtig und aus kubischen oder abgeflachten Zellen gebildet ist. Ähnlich beschaffen findet er die Milzanlage an Embryonen von 37 und 45 Tagen. An noch jüngeren Embryonen (aus den letzten Tagen der vierten Woche und an einem etwa vier Wochen alten), hat er an dem Orte der späteren Milzanlage die Epithelialschichte des Mesogastrium be-

deutend dicker als an anderen Stellen beobachtet, gebildet aus wohlausgeprägten, geschichteten Cylinderzellen. Diese Verdickung des Epithels setzt sich eine kurze Strecke auch auf den Magen fort. Er kommt daher zu dem Schlusse, dass an der Milzanlage das Epithel des Mesogastrium wesentlich beteiligt ist, ja dass sie ursprünglich von diesem ausgeht, d. h. durch reichliche Zellenwucherung in demselben eingeleitet wird. Die Mesodermschicht des Mesogastriums scheint dabei soweit in Betracht zu kommen, als von ihm aus die Blutgefässe in eine gewisse Beziehung zu dem wuchernden Cölomepithel treten und in die Milzanlage hineinwachsen. Es entwickelt sich also die Milz nicht innerhalb der Mesodermschicht des Mesogastriums, sondern sie sitzt derselben von allem Anfang seitlich auf. Niemals wird sie in ähnlicher Weise von dem Mesodermgewebe des Mesogastrium umschlossen wie das Pankreas. Entgegen älteren Angaben von Arnold, Bischoff, Goette, Peremeschko und Schenck betont er besonders, dass bei Menschen und Säugetieren zu keiner Zeit der Entwickelung irgend ein Zusammenhang der Milzanlage mit der Anlage des Pankreas besteht.

Zu ganz anderen Resultaten über die erste Anlage der Milz als sie Goette von der Unke veröffentlicht hat, ist Maurer auf Grund seiner Untersuchungen an Amphibien gelangt. Wir wollen sie etwas eingehender betrachten, weil sie im Gegensatz zu allen bisher referierten Beobachtungen stehen. Als Untersuchungsobjekte dienten ihm Larven von Rana temporaria, Siredon pisciformis und Triton. Das erste Auftreten der Milz bei Rana hat er an Larven von 6 mm Länge (vom Mund bis zum After gemessen) beobachtet. Sie sitzt als kugeliges, knopfförmiges Gebilde dem Stamm der Arteria mesenterica an, und besteht in diesem Stadium aus gleichen Rundzellen, wie sie die Arterienscheiden füllen. Es fragt sich nun, woher stammen diese Rundzellen? Es liegen drei Möglichkeiten vor. Erstens könnten sie vom Bindegewebe kommen, zweitens vom Endothel der Arterien

und drittens vom Darmepithel. — Am Gefässendothel hat er nie Mitosen gesehen, die eine Abgabe von Zellen in die Umgebung angezeigt hätten. Die Bindegewebszellen zeigen viel kleinere Kerne als die Rundzellen, so dass aus einer Teilung jener Zellen unmöglich Rundzellen entstehen können. Es bleibt nun noch die dritte Möglichkeit, nämlich die Herkunft aus dem Darmepithel. Er schliesst nun auch in der That aus seinen Beobachtungen, dass die ersten Rundzellen oder lymphatischen Zellen direkte Derivate des Darmepithels sind, d. h. des Entoderms. Er geht dabei aus von den von Davidoff und Kupffer bei Erwachsenen beschriebenen Vorgängen, nach welchen aus dem Darmepithel durch freie Kernbildung kleine lymphoide Rundzellen entstehen. Diese lymphatischen Elemente sind nicht fixiert, sondern wandern frei beweglich im Organismus umher und benutzen dabei die Arterienscheiden als Weg (Leydig, His). An Larven von Rana treten nach ihm die Lymphzellen sehr spät auf. An solchen von 4,0 mm Länge (Mund — After) hat er sie nicht gesehen, ebensowenig an etwas grösseren (4,6 mm). Dabei hat er hier auf die Teilungsvorgänge an den Darmepithelzellen geachtet. Neben zahlreichen Mitosen, deren Äquatorialplatten senkrecht zur Längsachse des Darmes standen und auf ein lebhaftes Längenwachstum des Darmes schliessen lassen, hat er auch Mitosen gefunden, mit Äquatorialplatten parallel zur Längsachse des Darmes. Durch solche Teilungen meint er nun, müsse das Epithel mehrschichtig werden, oder die eine Zelle müsse aus dem epithelialen Verbande ausscheiden. Nun ist das Epithel aber nirgends mehrschichtig. Doch hat er hin und wieder grosse rundliche Zellen unter dem Epithel im Bindegewebe liegen gesehen. An etwas älteren Larven (6 mm Mund — After) findet er unter dem Epithel der Darmschleimhaut und in der Umgebung des Endothelrohres der kleinsten Darmarterien rundliche Zellen mit kugeligem Kern, die besonders in Bezug auf den Kern vollkommen den Darmepithelien glichen: Der Hauptstamm der

Darmarterie zeigt solche Zellen noch nicht. Durch Form und Grösse des Kerns unterscheiden sie sich von den Bindegewebszellen, auch hat er an letzteren nie Mitosen beobachtet. Diese Zellen, die in diesem Stadium noch spärlich vorkommen, fand er an Larven von 8 mm Mund — Afterlänge weit verbreitet. Die Scheiden der Darmarterien waren hier mit Rundzellen infiltriert und am reichlichsten gerade in den Arteriengabeln. Diese stellen nämlich Hindernisse für ihre Fortbewegung dar. Auch hier hat er ebenso wie an früheren Stadien viele Mitosen gefunden, deren Äquatorialplatten parallel zur Längsachse des Darmes stehen, ja er giebt auch eine Zeichnung, in welcher in Teilung begriffene Zellen zu sehen sind, deren eine Hälfte des Dispirems im Begriff steht, das Epithel zu verlassen. Auf dieser Abbildung sieht man auch ein Darmgefässlumen, um welches sich die aus dem Darmepithel stammenden Rundzellen bereits gelagert haben. Aus diesem Umstande folgert nun Maurer, dass die Milz der Anuren entodermalen Ursprunges sei. Freilich giebt er zu, dass in der Kopfniere, in der bleibenden Niere und in den stummelförmigen Anlagen der Extremitäten sich ebenfalls rundliche Zellen mit grossen Kernen finden. Auch betont er, dass ähnliche Zellen wie die oben geschilderten auch aus mesodermalen Elementen sich bilden können. Durch die oben besprochenen Studien bei Anurenlarven will er erwiesen haben, dass die Rundzellen in den Arterienscheiden des Darmkanals aus dem Epithel des Darmes stammen und dass aus ihnen die Milz hervorgeht.

Bei Siredon und Triton kommt nach Maurer die Milz früher zur Anlage. Sie lagert sich nicht dem Stamm der Arteria mesenterica an, sondern ihren vorderen Ästen, die den Magen versorgen. Ihr Zellenmaterial bezieht sie aus dem Epithel des Magens, noch ehe Drüsen in ihm zur Entwickelung kommen. Sie wandern ebenso wie bei Rana längs den Scheiden der kleinsten Magenarterien. Bei Siredonlarven von 10 mm

Länge, die kürzlich das Ei verlassen haben, ist die Milz noch nicht vaskularisiert und liegt als solider Zellhaufen in der Scheide der Magenarterie. Im übrigen sind die Verhältnisse die gleichen wie bei Rana, nur dass wegen der Kürze des Darmes der Urodelen keine solche Massenansammlung der lymphatischen Elemente in der Scheide der Magenarterie vorkommen. Auch hat er keine Mitosen am Darmepithel, und auch sonst nicht im Körper dieser Larven gefunden und führt das auf die schlechten Ernährungsverhältnisse zurück, in welchen sie sich befanden.

An Larven von Acipenser sturio hat sodann Kupffer gefunden, dass die Milz entodermalen Ursprungs sei. Sie steht in engster Beziehung zum Pankreas, indem dorsale Darmdivertikel rechts an der Bildung des Pankreas beteiligt sind, links aber die erste Anlage der Milz abgeben. Das Pankreas hat beim Stör vier Anlagen, zwei dorsale und zwei ventrale. Letztere gehen aus dem primitiven Lebergange hervor, erstere durch Abschnürung aus dem Darm. Von den dorsalen entsteht die hintere zuerst (in der ersten Hälfte des vierten Tages nach der Befruchtung, gleichzeitig mit dem Anfange der Leberbildung), während die andere hintere später auftritt und dem dorsalen Pankreas der Amphibien, Vögel und Säuger entspricht. Die hintere schnürt sich am dritten Tage nach dem Ausschlüpfen vom Darm ab und wächst in dreifacher Richtung — nach rechts, links und dorsalwärts. Von der dorsalen Portion lösen sich Zellen aus dem epithelialen Verbande und verteilen sich als freie Rundzellen zwischen die Blätter des Mesenteriums. Sie unterscheiden sich durch stärkere Färbbarkeit und durch ihre Form von den spindelförmigen und sternförmigen, mit fadenförmigen Ausläufern versehenen Zellen des jungen interstitiellen Bindegewebes. An der viertägigen Larve beginnt das Organ sich in eine rechte und linke Hälfte zu sondern, die über der Mittellinie durch eine schmale Brücke zusammenhängen. Die rechte Hälfte bildet sich zu einer kompakten tubulösen Drüse aus, mit hohlen, sich ver-

ästelnden epithelialen Schläuchen. Ein Schlauch dringt zwischen die Blätter des Mesenteriums kranialwärts ein; in seinem ganzen Verlauf sieht man Rundzellen sich aus seiner Wand ausschalten. Ein anderer Schlauch stellt die Brücke zwischen beiden Hälften her und in der linken Hälfte lockert sich aus ihm ebenso der epitheliale Verband der Zellen. Diese isolieren zich, runden sich ab und stellen nun einen Komplex von lymphoidem Charakter dar. Das ist der Anfang der Milz. — Die tubulöse Drüse ist links „splenisiert" worden. Unterdessen ist das vordere, dorsale Divertikel hervorgesprosst, hat sich in einen rechten und linken Zipfel ausgezogen und erfährt dieselbe Umwandlung, wie die hintere dorsale Anlage. Der rechte Zipfel umwächst den Mitteldarm ventralwärts, stösst auf den an der rechten Seite hinziehenden Fortsatz der hinteren Anlage und vereint sich mit demselben, dabei auch hohle Seitensprossen treibend. Auch vorn entsteht ein rechts gelagerter (ebenso wie hinten) kompakter Drüsenkörper, der durch denselben Strang (Zipfel) mit dem aus dem primären Lebergang entwickelten ventralen Pankreas sich in Verbindung setzt. Alles dies ist vor sich gegangen an Larven vom 6. Tage nach dem Ausschlüpfen (10 Tage nach der Befruchtung). Der linke Zipfel des vorderen dorsalen Blindsackes, verhält sich ebenso wie der linke der hinteren Anlage. Es erfolgt bald seine Umwandlung in lymphoide Zellen, die locker an einander gelagert, als rundliche Masse das Mesenterium des Mitteldarmes nach links vorbauchen. Es entsteht gleich der hinteren auch eine vordere Milz. Es wächst nun das Pankreas rascher als die Anlagen der Milz. Bei einem vier Wochen alten Stör stehen die beiden Milzanlagen noch weit von einander, später aber wachsen sie einander entgegen und verschmelzen mit einander.

Bemerkenswert ist hierbei auch das Verhalten der Milz und des Pankreas zu den Venen. An der rechten Seite des Hinterdarmes verläuft in Begleitung einer Arterie die Hauptvene. Diese

wird, wo sie das Hinterende des Pankreas erreicht, von diesem umwachsen. An der Grenze des Hinterdarmes gegen den Mitteldarm sendet diese Vene einen starken Zweig über die Mittellinie nach links. Somit giebt es im ganzen Verlauf des Mitteldarmes zwei Venae mesentericae. Die rechte wird vom Pankreas umscheidet und liefert die rechte Wurzel der Pfortader; an die linke schliessen sich die hintere und die vordere Milz an und umwachsen das Gefäss (weiter vorn auch der linke Lappen des ventralen Pankreas). Diese Vene liefert eine linke Wurzel der Pfortader.

Die von Kupffer gewonnenen interessanten Resultate, auf die wir noch zurückkommen werden, stehen im Gegensatz zu denen aller anderen Forscher.

Etwa zu derselben Zeit, als der Vortrag von Kupffer erschien, hat Laguesse eine grössere Arbeit über die Entwickelung der Milz bei Knochenfischen und Selachiern veröffentlicht. Nach ihm ist sie eine rein mesodermale Bildung. Die Milz tritt bei Fischen spät auf, einige Zeit nach dem Pankreas, in der mesenchymalen Wand des Duodenum. Sie liegt hart an der Anheftungsstelle des Mesenteriums, an seiner linken Seite und steht in engen Beziehungen zur Subintestinalvene (der späteren Vena portae). Letztere kann man an Truttaembryonen von 10—12 mm Länge (50—60 Tage nach der Befruchtung) deutlich erkennen. Sie verläuft hinten auf der Ventralseite des Darmes, macht weiter nach vorn eine halbe Spiraltour nach links auf die dorsale Darmwand, biegt dann plötzlich einen Winkel bildend nach rechts und zieht darauf nach unten zur Leber. Dort, wo sie den Winkel bildet, ist ihre Wand verdichtet. Diese Verdichtung ist an älteren Embryonen vergrössert und stellt die Milzanlage dar. Das vordere Ende dieser Milzanlage ist verdickt und ist 0,2—0,3 mm von den nahe bei einander liegenden Mündungsstellen des Canalis choledochus und pancreaticus entfernt. In ihrer unmittelbaren Nähe erblickt

man eine Anschwellung des Darmmesenchyms, welches Gefässe und Drüsenläppchen einschliesst. Das ist ein Fortsatz des Pankreas, von dem ein Teil die Milz berührt. Auch bei den Teleostiern ist also ein enger Zusammenhang der Milz mit dem Pankreas zu konstatieren, wie er auch bei anderen Wirbeltieren beschrieben ist. Der Darmkanal, der in diesem Stadium ein gerades Rohr ist, wächst nun stärker als die angrenzenden Teile; dabei krümmt er sich S-förmig und die Milz, welche anfangs keine Beziehungen zum Magen hatte, gelangt dadurch an die Pars pylorica des Magens zu ihrer definitiven Lage. Ihr früheres verdicktes Vorderende ist nun zum Hinterende geworden. — Das Milzgewebe ist zu Beginn eine einfache Verdichtung des Mesenchyms, das mit der Vena subintestinalis oder ihren Zuflüssen in Verbindung steht. Das Mesenchym besteht aus sternförmigen Zellen, die mit einander anastomosieren. Die Maschen enthalten zahlreiche runde Elemente. Aus diesem Zellennetz geht das Reticulum der Milz hervor, während die anderen Elemente zu freien Körperchen der Pulpa werden (noyaux d'origine), die sowohl weisse als auch rote Blutkörperchen aus sich hervorgehen lassen. Die Venen bilden sich früh aus Hohlräumen zwischen den Maschen, die zusammenfliessen und sich mit der Subintestinalvene verbinden. Die Milz stellt nach Laguesse anfangs eine Art venösen Sinus vor, der in das System der Pfortader eingeschaltet ist und später einen Vorrat von noyaux d'origine zur Bildung von Blutkörperchen enthält. Die Arterien treten im Gegensatz zu den Venen spät auf. Das Milzgewebe ist ein Gewebe besonderer Art. Die Milz ist ein Mesenchymrest, bestimmt die Neubildung derjenigen Elemente sicher zu stellen, die das Blut während des ganzen Lebens liefern; ein Mesenchym, das sich mehr zum Gefäss- als zum Bindegewebstypus neigt, das einen gemischten Charakter bewahrt, sich also dem embryonalen Gewebe nähert.

Das vorliegende Referat enthält das Wesentliche, was bisher

über die erste Entwickelung der Milz in der Litteratur sich findet. Die Mehrzahl der Forscher hat für die Milz einen mesodermalen Ursprung gefunden, nur Maurer und Kupffer sind auf Grund ihrer in neuester Zeit gemachten Untersuchungen zu anderen Resultaten gekommen. Nach diesen beiden Forschern ist sie eine entodermale Bildung und zwar geht sie nach Kupffer bei Acipenser sturio und Ammocoetes Planeri aus einer zum Pankreas gehörigen Anlage hervor, während nach Maurer die Elemente der Milz bei Amphibien aus dem Darmepithel stammen.

Milz und Pankreas der Ganoiden und Cyclostomen haben also nach Kupffer einen gemeinsamen Ursprung. Die Ansicht von einem gemeinsamen Ursprung beider Organe ist nicht neu. Schon in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts hat, wie oben erwähnt, Meckel eine darauf bezügliche Vermutung geäussert, Arnold an menschlichen Embryonen sogar derartiges beobachtet. Nach ihm entstehen sie aus einer gemeinschaftlichen Masse, die aus dem Duodenum stammt. Auch nach Schenck nehmen Milz und Pankreas ihr Bildungsmaterial aus einer Zellenmasse, nämlich aus der Urwirbelmasse. Eine Abschnürung der Milz von dem Gewebe, das zur Pankreasanlage gehört, haben Goette (am Hühnchen) und Peremeschko an Rindern und Schweinen gesehen, während Toldt einen derartigen Zusammenhang beider Anlagen (für Säuger) ganz leugnet. Im Gegensatz zu dieser gemeinsamen Anlage lässt Valentin die Milz aus einer selbständig abgelagerten Bildungsmasse hervorgehen; desgleichen nimmt sie nach Bischoff ihren Ursprung aus einem besonderen Blastem an der grossen Kurvatur des Magens. Toldt, dem sich auch Bonnet anschliesst, glaubt auf Grund seiner Untersuchungen an Säugern annehmen zu müssen, dass sie bei diesen aus dem Epithel des Mesogastrium stammt. Phisalix und Laguesse lassen sie bei Teleostiern und Selachiern aus einer Verdichtung des Mesenchyms hervorgehen; letztere liegt dicht an der Vena

subintestinalis. Peremeschko und Kölliker halten sie für einen Abkömmling der Zellen des Mesenteriums resp. Mesogastriums.

Fassen wir die Angaben über Zeit und Ort des Entstehens der Milz bei den einzelnen Tierklassen zusammen, so ergiebt sich folgendes: Beim Menschen findet man die Milzanlage nach Toldt in den letzten Tagen der 4. Woche in der Epithelialschicht des Mesogastriums; nach Arnold in der 7.—8. Woche am Duodenum (zugleich mit dem Pankreas), nach Meckel im zweiten Monat und nach Burdach in der 10. Woche. Nach His entfaltet sie sich in einer mit der Kante nach links gerichteten Knickungsstelle des Magengekröses, die dasselbe infolge der Raumeinengung durch die Leber zu machen gezwungen ist. Er hat das an den Embryonen A und B, deren Alter er auf vier Wochen schätzt, beobachtet. Bei den Säugern tritt sie nach Müller, Peremeschko und Kölliker im Mesogastrium auf und zwar beim Kaninchen am 18. Tage; beim Schweinsembryo von 1 cm Länge, beim Rind unter 7 cm und bei der Katze von 2,5 cm Länge. Beim Hühnchen nach Müller auch im Mesogastrium, nach Remak in den Mittelplatten in der Nähe des Pankreas am Schluss des fünften, zu Anfang des sechsten Tages. Reichert giebt als Ort ihrer Entstehung beim Hühnchen das Mesenterium über dem Muskelmagen an; Goette das Mesogastrium und als Zeit ihres Auftretens den sechsten Tag. Nach Müller entsteht sie bei Schildkröten im Mesenterium des Dünn- resp. Dickdarmes, bei den Sauriern im Mesogastrium. Ebenso verhält es sich nach demselben Autor mit der Milz der Anuren und der Urodelen. Bei Rana hat Maurer sie zuerst an 6 mm langen (Mund—After) Larven bemerkt, am 10 mm langen Siredon fand er sie als soliden Zellhaufen in der Scheide der Magenarterie. Was die Fische anbelangt, so findet Laguesse die Milzanlage bei Teleostiern und Selachiern im Mesenchym des Duodenum an der Vena subintestinalis (Trutta-

embryonen von 10—12 mm Länge, Acanthias von 25,0 mm); bei den Ganoiden lässt Kupffer sie in ebenderselben Gegend aus einer zum Pankreas gehörenden Anlage hervorgehen. Die Cyklostomen schliessen sich nach Kupffer den Ganoiden in dieser Beziehung an.

Eigene Untersuchungen.

Die Aufgabe, welche von der medizinischen Fakultät gestellt war, die Lehre von der Entwickelung der Milz durch vergleichend-embryologische Untersuchungen zu fördern, habe ich in derWeise zu lösen gesucht, dass ich von zwei Tierklassen (Amphibien und Vögel) je drei Vertreter eingehend studierte und dazu zwei andere (Selachier und Sänger) heranzog, soweit mir Material davon vorlag. Auch habe ich mir durch vergleichend-anatomische makroskopische Studien über manche Punkte Klarheit zu verschaffen gesucht.

Bei der Besprechung meiner Befunde gedenke ich in derselben Weise vorzugehen, wie ich das bei der Anfertigung der Serien und deren Studium gethan habe, d. h. ich beginne mit etwas ältern Stadien, wo die Milz unzweifelhaft als solche zu diagnostizieren ist und verfolge sie durch jüngere Stadien bis zu ihrem ersten Auftreten.

Von den Amphibien sind als Repräsentanten der Urodelen Triton taeniatus und Siredon pisciformis untersucht, von Anuren Rana temporaria.

Von den Vögeln habe ich Passer domesticus, Columba domestica und Gallus domesticus untersucht. Letzterer eignete sich durch seine Grösse auch zum makroskopischen Präparieren.

Von Säugern stand mir Ovis aries zur Verfügung, von Selachiern Pristiurus melanostomus. Letzteren erhielt ich bereits fixiert und gehärtet. Für Überlassung dieses Materials bin ich Herrn Prof. Dr. Barfurth zu Dank verpflichtet.

Zum Fixieren wurde die von Rabl in der Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie Band XI, Heft 2, 1894 gerade für Embryonen angegebene Flüssigkeit (Platinchlorid (1%) und Sublimat (konz.) $\overline{aa}$ 1 Vol., dazu Aq. destillata 2 Vol.) mit Erfolg angewandt, sowohl für die Amphibien als auch für die Vögel. Gehärtet wurde nach der gleichfalls von Rabl angegebenen Methode (ganz allmählich stärkeren Alkohol bis zum Alcohol absolutus + Spuren von Tinctura Jodi, darauf reinen Alc. abs. und dann wieder abwärts). Gefärbt wurden die Objekte in einer Lösung von Cochenille-Alaun (nach Rabl). Die Einbettung erfolgte in Paraffin. (Aus dem Alc. abs. in Xylol und dann in Paraffin.) Zur Einbettung der grössten Objekte (Taube — jedoch auch Triton und Rana) habe ich die kombinierte Celloidin-Paraffin-Methode angewandt, wie sie Kultschitzky in der Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie Band IV, pag. 48, 1887 angegeben hat; für die grösseren Objekte, für die sie ja auch zunächst berechnet ist, mit vollem Erfolg, für die Amphibien aber nicht — es trat Schrumpfung der Chorda dorsalis ein. Für die letzteren war Alc. abs. — Xylol-Paraffin die geeignetste Einbettungsweise. Die Schnitte wurden auf den Objektträger mit kaltem destillierten Wasser aufgeklebt.

I. Amphibien.

a) Urodelen.

Siredon pisciformis.

Ein Exemplar von Siredon pisciformis, dessen ganze Körperlänge 15,2 mm betrug (Mund — Afterlänge 8,7 mm) wurde in eine Serie (Serie I) von Schnitten zerlegt. Aus diesen Schnitten ist

folgendes zu ersehen: Der Darmkanal hat die Form eines liegenden S, wobei das Anfangsstück dem Vorderdarm mit dem Magen, das Zwischenstück dem Duodenalabschnitt und das Endstück dem weiteren Endabschnitt des Darmkanales entspricht. Der Magen, der zahlreiche Drüsen in seinem Inneren hat, nimmt den vorderen Teil der Leibeshöhle ein und füllt sie nahezu ganz aus; kaudalwärts verringert sich sein Umfang, bis zu der ersten Biegung, wo er dem des Duodenum, welches sich an den Magen anschliesst, entspricht. Das Duodenum läuft oralwärts, in schräger Richtung, von der linken Seite der Leibeshöhle, ventral vom Magen nach rechts und ist 1,4 mm lang. An ihn schliesst sich der Endabschnitt des Darmkanales, welcher nun als ein gerades Rohr weiter verläuft. Dorsal über dem Magen liegen zu beiden Seiten der Mittellinie des Körpers die beiden dünnwandigen Lungensäcke, welche sich bis zum Magengrunde erstrecken. An der Ventralseite des vorderen Magenabschnittes befindet sich die Leber, die seiner ganzen Breite entspricht und sich bis zur zweiten Biegung des Darmkanales erstreckt. Auf das distale Ende der Leber, zum Teil noch in ihre Substanz eingeschlossen, folgen die bereits mit einander verschmolzenen beiden ventralen Pankreasanlagen, die teils zwischen dem Magen und dem Duodenum, teils unter dem ersteren liegen. Sie treten in der Höhe der Gallenblase auf. Zwei Ausführungsgänge aus diesen Pankreasanlagen sieht man in das Duodenum, an dessen linker Seite kurz vor der Umbiegungsstelle in den Endabschnitt des Darmes, dicht bei einander einmünden[1]). Eine dorsale Pankreasanlage folgt weiter distal. Diese mündet 0,6 mm vom Magengrunde oral-

[1]) Nach Göpperts Untersuchungen über das Pankreas der Amphibien finden slch bei Siredon und Triton eine dorsale und zwei ventrale Anlagen. Letztere verschmelzen frühzeitig mit einander (bei 7,5 mm langen Larven), ihre Ausführungsgänge vereinigen sich erst später (10,0 mm langen Larven) nnd fliessen mit dem Ductus choledochus zusammen. Der dorsale Gang ist hier der Leberausführungsgang (Ductus choledochus), während der ventrale die beiden vereinigten Pankreasgänge darstellt.

wärts, dorsal ins Duodenum. Die Mündungsstelle der ventralen Pankreasanlagen ist vom Magengrunde 1,2 mm entfernt. Die dorsale erstreckt sich zwischen Magen und dem Endabschnitt des Darmes dorsalwärts. Beide Anlagen (die dorsale und die ventrale) sind noch nicht miteinander verschmolzen. Der ganze Darmkanal mit seinen Anfangsgebilden ist durch dünne Mesenteriallamellen an die Leibeshöhlenwand befestigt.

Die Milz ist deutlich als solche zu erkennen und befindet sich links, an der dorsalen Seite des Magens. Auf dem Querschnitt hat sie die Gestalt eines Dreiecks mit abgerundeten Ecken, dessen Basis der Magenoberfläche zugekehrt ist, während die Spitze seitlich nach oben der Leibeshöhlenwand entgegensieht. Dorsal, über den Magen hinweg, zieht der linke Lungensack, welcher mit seiner lateralen Seite sich über den medialen Abschnitt der Milz erstreckt. Mit der Magenwand ist die Milz nur an ihrem medialen Winkel durch eine kurze Mesenteriallamelle befestigt; im übrigen liegt sie frei in der Leibeshöhle (Fig. 1. L). Die Insertion dieser Mesenteriallamelle an die Magenwand ist etwas schräg gerichtet von der Mittellinie hinten nach links vorn. Die Milz erstreckt sich über 52 Schnitte meiner Serie, was einer Länge von 0,5 mm entspricht. Diese Zahl stimmt überein mit der direkten Messung, die ich an ebenso grossen präparierten Objekten vorgenommen habe. Vom distalen Ende des Magens ist ihr distales Ende 0,6 mm entfernt. Ihre grösste Breite beträgt 0,25 mm, ihr grösster senkrechter Durchmesser 0,17 mm.

Die Milz hat eine dünne Kapsel. Diese umschliesst das Milzgewebe, dessen Zellen grosse, ovale Kerne haben. Die Länge der letzteren beträgt 0,02 mm, ihre Breitendurchmesser 0,009 mm. Sie zeigen keine Regelmässigkeit in der Anordnung. Mitosen deuten auf rege Vermehrung hin. Zwischen den Milzzellen findet man zahlreiche Kapillaren mit Blutkörperchen, ein Zeichen, dass das Organ bereits vaskularisiert ist. An der Insertionsstelle der

kurzen Mesenterialplatte sieht man in der Magenwand Gefässe verlaufen, von denen auch die Milz versorgt wird.

Dieses ältere Stadium habe ich etwas ausführlicher beschrieben, weil ich es für notwendig hielt ein Bild von der Lage der Organe in der Leibeshöhle und ihr Verhalten zu einander zu geben und vor allen Dingen, um an einer grösseren Larve, an der man die Milz unzweifelhaft als solche erkennt, die Lagerungsverhältnisse der letzteren zu bestimmen, damit man sie an jüngeren Stadien wieder erkennt.

Ich wende mich jetzt zu einem bedeutend jüngeren Stadium.

Eine Siredonlarve, die vom Mund bis zum After gemessen 5,4 mm lang ist, hat bereits einen S-förmig gekrümmten Darm. Das Duodenum ist 0,4 mm lang. Der Magen hat Drüsen und enthält bereits Nahrungsreste. Die Leber liegt, ebenso wie im vorigen Stadium, an der ventralen vorderen Magenwand. Die ventralen Pankreasanlagen, mit denen sie innig zusammenhängt, sind bereits mit einander verschmolzen; ihr Ausführungsgang und der der dorsalen Pankreasanlage münden in das Duodenum, dicht an dessen Anschluss an den Magen. Die dorsale Pankreasanlage zieht zwischen Magen und dem an das Duodenum sich anschliessenden Darmabschnitt dorsalwärts.

Die Milz erstreckt sich über 33 Schnitte, ist also 0,3 mm lang. Ihre Lage an der dorso-lateralen Magenwand entspricht der Insertionsstelle ihrer Mesenterialplatte im vorhergehenden Stadium. Ihr distales Ende liegt in der dorsalen Mittellinie des Magens, während ihr proximales ebenso wie im vorher beschriebenen Stadium nach links verschoben ist. Ein Unterschied gegenüber dem vorigen Stadium besteht jedoch zunächst darin, dass die Milz nicht an einer Mesenteriallamelle hängt, sondern fest der Magenwand aufsitzt und mit ihr verwachsen ist. Ferner zieht der linke Lungensack nicht über das Organ hinweg, sondern liegt dessen medialer Seite dicht an und begleitet es über 15 Schnitte wo er dann aufhört. (Jeder Schnitt ist 0,01 mm dick.) Auf drei

Schnitten (Serie V, Reihe XI, Schnitt 2—4) sieht man ihn so dicht sich an die Milz anlegen, dass er mit ihr verwachsen zu sein scheint. Doch ist diese Möglichkeit ausgeschlossen, weil an der Berührungsstelle das Milz- und das Lungengewebe deutlich von einander sich abgrenzen. Auf dem Querschnitt hat die Milz an ihrem Vorderende eine runde Gestalt, weiter distal jedoch eine länglich-runde — in dorso-ventraler Richtung abgeflacht. Mit einer breiten Seite liegt sie der Magenwand auf und ist mit ihr verwachsen (Fig. 5). Im übrigen ragt sie, ebenso wie im vorigen Stadium, frei in die Leibeshöhle hinein. Ihre grösste Breite beträgt 0,15 mm, ihr grösster dorso-ventraler Durchmesser 0,08 mm.

Die Milz weist in diesem Stadium eine besondere Eigentümlichkeit auf. Die Kapsel ist dünn. Von ihrer Peripherie sieht man zarte Stränge ins Innere hineindringen, wodurch ein Maschenwerk gebildet wird (Trabeculae). Die Maschen sind vollständig mit Blutkörperchen ausgefüllt, so dass die ganze Milz gewissermassen einen mit Blut gefüllten Sack vorstellt, welcher mit der Magenwand verwachsen ist. Der Magen hat bereits Drüsen. Zwischen letzterem und der Milz ist nur eine spärliche Gewebsschicht vorhanden, die stellenweise am Drüsengrunde so dünn ist, dass der Fundus der Drüse die Milzkapsel zu berühren scheint.

In der Magenwand unter der Milz verlaufen Blutgefässe. Beim Verfolgen der Serienschnitte sieht man einen stärkeren Gewebszapfen von der Magenwand in die Milz hineinragen (Serie V, R. XI, S. 11—12). Dieser Zapfen geht allem Anschein nach aus dem der Magenwand anliegenden Teil der Milzkapsel hervor (Hilus). Der Kern der Milzzellen ist kleiner als der längliche der Cylinderzellen des Magenepithels. Das Magenepithel ist von dem darunterliegenden mesenchymalen Gewebe durch eine äusserst dünne basale Gewebslamelle getrennt. Unter den Blutkörperchen der Milz sieht man einzelne mit tief-dunkel gefärbtem Kern.

Dieses beruht nach Alexander Schmidt darauf, dass unter gewissen Umständen der Zellkern das Hämoglobin aufnimmt, worauf er dann sich durch Farbstoffe dunkel färbt. Derartige Elemente findet man auch sonst in den Blutgefässen dieser Larve. — Zahlreiche Mitosen deuten auf rege Wachstumsvorgänge in der Milz hin.

Die folgende Serie stammt von einer Siredonlarve von 4,6 mm Mund — Afterlänge. Der Darmtraktus macht in diesem Stadium eine nur leicht S-förmige Krümmung. Seine Erweiterung zum Magen ist deutlich ausgeprägt; ein zartes Mesenterium befestigt es an der dorsalen Leibeshöhlenwand. Der Magen hat bereits Drüsen, jedoch keine Nahrungsreste, ein Zeichen, dass die Larve ihre Eihüllen noch nicht oder doch erst kurz vorher abgestreift hatte. Dotterschollen füllen die Epithelzellen des Magens und namentlich des Darmes. Das Duodenum setzt sich ventral an den Magen an, 0,1 mm vor dem Magenfundus und ist 0,3 mm lang. Es zieht zuerst ventralwärts in einem leicht gekrümmten Bogen nach rechts. In der Nähe der ventralen Leibeswand macht es eine Krümmung — es schliesst sich an ihn der nun kaudalwärts verlaufende Darmabschnitt. Distal von der letzten Krümmung, ventral vom Magen findet man die Leber, an die sich die ventralen Pankreasanlagen anschliessen. Vom Anfangsstück des Duodenum, von seiner dorsalen Seite unmittelbar am Magen entwickelt sich die dorsale Pankreasanlage. Diese zieht dorsal, an der rechten Seite des Magens, parallel zur Peripherie des letzteren. Das dorsale Ende des Pankreas reicht an das distale Ende der Milz heran und ist durch einen dünnen Gewebsstrang mit ihm verbunden (Serie VII, R. IX, Schn. 9—10). Die Milz finden wir an der dorsalen Magenwand, dicht neben der dorsalen Mittellinie, links neben ihr. Weiter nach hinten nähert sie sich der Mittellinie und liegt zuletzt genau in ihr. Sie erstreckt sich durch 33 Schnitte, ist also 0,3 mm lang. Vom Magengrunde ist ihr distales Ende 0,2 mm entfernt. Der linke

Lungensack erreicht ihr Vorderende nicht mehr, er hört kurz vorher auf.

Der Querschnitt durch die Milzanlage zeigt uns ein Zellenhäufchen, das aus nur wenigen Elementen besteht. Seine grösste Höhe beträgt 0,03 mm; es ruht mit einer breiteren Basis, die etwa das doppelte der Höhe ausmacht, der Magenwand auf. Die Zellen der Milzanlage haben einen länglichen, granulierten Kern. Blutkörperchen findet man nicht in ihr. Unmittelbar an das distale Ende der Milzanlage schliesst sich, worauf bereits hingewiesen wurde, das dorsale Ende des Pankreas an; durch einen kurzen Gewebsstrang sind beide mit einander verbunden. Die Pankreaszellen kann man bis an die Milzanlage verfolgen (Reihe IX, Schnitt 9, 10). Dieser Umstand ist zu beachten, zumal wir beim Triton taeniatus, den wir später zu betrachten haben, nicht nur an ganz jungen, sondern auch an älteren Stadien, das Pankreas und die Milz in einem ähnlichen Zusammenhang stehen sehen. Ferner geht vom distalen Ende der Milz eine Mesenteriallamelle an die dorsale Leibeshöhlenwand, die weiter kaudalwärts auch auf die dorsale Pankreasanlage und den Darm übergeht und diesen Organen als Aufhängeband dient. An älteren Siredonlarven (16 mm Körperlänge) ist die Milz weit vom Magenfundus entfernt an dessen linker Seite gelegen und ist vom Pankreas durch einen grösseren Zwischenraum geschieden (Fig. 2).

An den bisher beschriebenen Präparaten habe ich einen Umstand noch nicht erwähnt, den ich jetzt nachzutragen habe. Ich finde nämlich an jüngeren Stadien von Siredon pisciformis ein Lumen in der Milzanlage. Deutlich sieht man es in der Milzanlage der Larve von 4,6 mm Mund — Afterlänge. Im Darm findet man hier keine Nahrungsreste; statt dessen ein schleimartiges Sekret, welches auf die Thätigkeit der Drüsen, die bereits vorhanden sind, zurückzuführen ist. Die Larve hatte mithin ihre Eihüllen noch nicht, oder eben erst, abgestreift. Im Herz-

blut sieht man zahlreiche Mitosen und Blutkörperchen mit einem dunkelgefärbten Kern. Die Blutgefässe sind noch dünne Endothelröhren. Die Milzanlage ist 0,3 mm lang. In der VIII. Reihe von oben sieht man im Schnitt 3 in der Milzanlage ein kleines Lumen, welches sich bis zum 11. Schnitt verfolgen lässt. Auf dem 8. und 9. Schnitt ist das Lumen mit kleinen Substanzpartikelchen und mit einer hellen, in Fäden ausgezogenen Masse ausgefüllt, welche den Eindruck hinterlässt, man habe es hier mit einem Sekret zu thun. Im 9. und 10. Schnitt tritt eine kleine Lücke auf, die zwischen der Darmwand und dem Lumen sich befindet; im 11. sind beide Lumina verschwunden. Im 18. und 19. Schnitt erscheint wieder das frühere Lumen, welches auf den beiden nächsten (Reihe X., Schnitt 1, 2) besonders deutlich und gross ist, darauf sich verkleinert und auf dem Schnitt 6 verschwindet.

An einem etwas älteren Stadium von Siredon pisciformis, welches jedoch im übrigen nahezu die gleichen Verhältnisse aufweist (5,0 mm Mund — Afterlänge) finden wir gleichfalls das Lumen in der Milzanlage. Zuerst tritt es auf in der V. Reihe, Schnitt 4 und ist besonders deutlich auf dem 8. Schnitt (Serie VI). Es verschwindet auf dem 13. Schnitt, tritt aber auf dem folgenden wieder auf, enthält das bereits geschilderte Sekret und hört am distalen Ende, kurz vor demselben auf.

Ein ebensolches Lumen hat auch die Milzanlage einer 10,0 mm langen (ganze Körperlänge) Siredonlarve, die dem Alter nach sich den beiden oben genannten anschliesst. Die Anordnung der Zellen um das Lumen ist ähnlich der eines Epithels und es fragt sich nun, was es zu bedeuten hat. Man könnte an eine Blutbahn denken, doch findet man keine Blutkörperchen in ihm; ausserdem sind die Blutgefässe in diesem Stadium noch dünne Endothelröhren, was für unser Objekt nicht zutrifft. Ebensowenig ist an eine beginnende Vakuolisierung zu denken, wie sie Laguesse für die Milz der Teleostier und Selachier schildert. Er

beschreibt dort die Bildung eines spongiösen Netzes aus den sternförmigen Mesenchymzellen, aus welchen die Milz — nach ihm — hervorgeht, dessen Maschen das Endothel der Kapillarvenen repräsentieren, während zu gleicher Zeit andere Mesenchymzellen als runde Gebilde in den Maschen die zukünftigen Blutkörperchen vorstellen. Etwas derartiges haben wir hier nicht. Die auffallende Anordnung der Elemente der Milzanlage in diesen frühen Stadien spricht für die Auffassung derjenigen Forscher, die der Milz einen epithelialen (entodermalen) Ursprung zuschreiben.

Fassen wir das Gesagte zusammen und ergänzen wir es durch Befunde an anderen Serien, so erhalten wir folgendes Bild vom ersten Auftreten der Milz und ihrer weiteren Ausbildung.

Die Milz tritt zuerst auf als ein länglicher, kleiner Wulst, dessen Längsachse parallel zur Längsrichtung des Körpers gerichtet ist. Sie liegt ganz dem distalen Ende der dorsalen Magenwand auf, in der Mittellinie des Magens. An das distale Ende der Milzanlage, gleichsam als deren Fortsetzung, schliesst sich ein Zipfel des dorsalen Pankreas an, welches an der dorsalen Duodenalwand, unmittelbar an dessen Abgangsstelle vom Magen, sich findet. Zahllose Dotterschollen erfüllen die Gewebe des Körpers, auch die der Pankreas- und Milzanlage. Ein Querschnitt durch die Milzanlage zeigt uns, dass sie mit der Magenwand fest verwachsen ist, ja zum Teil in einer leichten Vertiefung der Magenwand liegt. Die Anlage besteht auf dem Querschnitt aus einer geringen Anzahl von Elementen, deren Kerne länglich-oval und in verschiedenen Richtungen angeordnet sind. Einige von ihnen haben eine leicht gekrümmte Form. Ein Kernkörperchen lässt sich in ihnen nicht erkennen; sie sind fein granuliert, ähnlich den Zellkernen des übrigen Körpergewebes. Die Grösse der Kerne der Milzanlage ist verschieden, was wohl sich daraus erklären lässt, dass sie sowohl verschieden

angeordnet, als auch in verschiedenen Teilen vom Messer getroffen sind. In der Grösse werden sie in dem jüngsten Stadium, welches ich besitze, von den Zellkernen des inneren Magenepithels übertroffen. Neben der Milzanlage sieht man auch auf der Magenwand ähnliche Elemente (Fig. 4) und verfolgt man die Anlage weiter kaudalwärts, so geht ihr distales Ende vollständig in die Elemente der Magenwand auf. Es ist weder eine Abgrenzung zwischen denen der Milzanlage und der Magenwand nachzuweisen, noch lassen sich die ersteren von den letzteren unterscheiden.

Beim weiteren Wachstum des gesamten Darmtraktes verlängert sich der Wulst nur unbedeutend. Sein proximales Ende rückt jedoch aus der Mittellinie heraus nach links, während das distale seine ursprüngliche Lage beibehält. Dieses erklärt sich aus dem verstärkten Wachsen des betreffenden Magenabschnittes. Bald darauf nimmt der Magen nicht nur an Breite, sondern auch an Länge zu. Dadurch verschiebt sich die Milzanlage nach vorn, ihre Verbindung mit der dorsalen Pankreasanlage löst sich, sie wird isoliert, ist jedoch immer noch mit der Magenwand verwachsen. Nun treten stärkere Wachstumsvorgänge in der Milzanlage selbst auf. Sie nimmt an Umfang zu, es beginnt ihre Ausbildung zu dem oben beschriebenen Blutsack. Im weiteren Verlauf erfolgt ihre Loslösung von der Magenwand, unter Bildung einer Mesenteriallamelle, deren Insertionsstelle zunächst der ursprünglichen Lage der Milzanlage auf der Magenwand entspricht, später aber bei vermehrter Längen- und Breitenzunahme des Magens sich verwischt. Sie rückt immer weiter kranialwärts und liegt beim erwachsenen Tier an dem vorderen Abschnitt der linken dorsalen Magenwand.

Die Frage nach der Herkunft der Elemente der Milzanlage bei Siredon pisciformis ist bis auf eine kurze Notiz von Maurer, welche vor 5 Jahren erschienen ist, von keinem anderen Autor berührt worden. Maurer lässt die Ele-

mente der Milzanlage beim Siredon pisciformis auf Grund seiner Beobachtungen an Rana temporaria aus dem Epithel der Magenschleimhaut, also aus dem Entoderm, abstammen. Die Epithelzellen sollen sich quer zur Peripherie des Magens teilen, auswandern, und längs der Scheide der Magenarterie zu der Stelle der späteren Milzanlage sich hinbegeben. Er hat die Milz bei Sirodonlarven von 10 mm Länge, welche kürzlich das Ei verlassen hatten, als soliden Zellhaufen in der Scheide der Magenarterie gesehen.

Gegen diese Ansicht möchte ich folgende Bedenken erheben. Wenn die Zellen der Milzanlage vom Magenepithel herkommen, so ist schwer einzusehen, warum sie gerade an der Stelle der späteren Milzanlage stecken bleiben und derselben zum Aufbau dienen sollten. Ferner ist eine Wanderung an den Arterienscheiden nicht ohne Weiteres zuzugeben. Wenn man eine solche Wanderung bei erwachsenen Tieren zugeben kann, so hat doch Stöhr in seiner vor kurzem veröffentlichten Arbeit über die Hypochorda darauf hingewiesen, dass eine Wanderung von Zellen, die noch Dotterschollen enthalten, im Sinne Maurers doch recht unwahrscheinlich sei. Thatsächlich sehe ich die Milz bei Siredon pisciformis bereits als ein Zellenhäufchen auf der Magenwand in einem Stadium, wo alle Gewebselemente noch Dotterplättchen enthalten. Die Wanderung müsste somit noch früher stattgefunden haben. Es lässt sich aber dann, da das Bild durch die Dottermassen getrübt ist, dieser Vorgang nur vermuten. Maurer selbst giebt auch zu, dass er sich hauptsächlich hier auf seine Befunde von Rana temporaria stützt, worauf ich noch bei Beschreibung meiner eigenen Untersuchungen an dieser Larve zurückkommen werde.

Auf Grund meiner Untersuchungen bin ich zu dem Schlusse gelangt, dass die Herkunft der Elemente der Milzanlage in Zusammenhang zu bringen ist mit der dorsalen Pankreasanlage. Wir sahen an der beschriebenen 8,7 mm langen (Mund-

After) Larve des Siredon keinen Zusammenhang der dorsalen Pankreasanlage mit der Milzanlage; beim 7,0 mm langen waren sie einander näher gerückt. Gehen wir weiter hinab auf eine 5,0 mm lange Larve, so finden wir bereits eine Verbindung des dorsalen Zipfels mit dem distalen Ende der Milzanlage. Am deutlichsten tritt uns das an dem bereits beschriebenen 4,6 langen Exemplar entgegen. Auf Serie VII, R. IX, S. 8—13 sieht man eine nahe Verbindung beider. Die Elemente beider Anlagen sind in Bezug auf ihre Form und Grösse von einander nicht zu unterscheiden, in beiden sind die Zellkerne fein granuliert, und haben eine länglich-ovale Gestalt. Wir sehen, dass je jünger das Individuum war, um so näher zum Magengrunde die Milzanlage anzutreffen ist, und um so mehr rücken Milz und Pankreas gegen einander, bis sie sich schliesslich berühren. Einen deutlicheren Zusammenhang beider habe ich am Triton gefunden und will daher an der betreffenden Stelle weiter auf diesen Punkt eingehen.

Triton taeniatus.

Eine Larve von Triton taeniatus, deren Körperlänge 16,0 mm betrug, wurde in eine Serie von Schnitten zerlegt. Die beim Studium dieser Serie gewonnenen Resultate sind folgende:

Der Darmkanal hat eine grössere bogenförmige Schlinge, die vom Magen nach rechts in die rechte Körperhälfte sich erstreckt und nach einem kurzen Verlauf wieder an die linke Seite in die Fortsetzung der Magenlängsachse zurückkehrt. Der Schlunddarm, welcher in dorso-ventraler Richtung abgeflacht ist, erweitert sich bald zum Magen, der, auf dem Querschnitt rund, nahezu den ganzen vorderen Abschnitt der Leibeshöhle ausfüllt, darauf allmählich an Umfang abnimmt und der linken Körperhöhlenwand zustrebt. Der Raum rechts wird von der Schlinge, dem Duodenalabschnitt eingenommen. Von den Anhangsgebilden des Darmes liegt die Leber am weitesten nach vorn. Sie be-

findet sich in der vorderen Leibeshöhle gerade unter dem Magen; weiter distal rückt sie an seine rechte Seite und reicht schliesslich rechts bis in die Höhe der dorsalen Magenwand hinauf. Die Gallenblase überragt den distalen Leberrand.

Dicht an der Gallenblase, um den Ductus choledochus herum, sieht man Pankreasgewebe auftreten, eingeschlossen von der Lebersubstanz. Anfangs liegt es zwischen der ventralen Magenwand und der Leber, weiter kaudalwärts nimmt es den nach vorn offenen Winkel ein, der von der Magenwand und dem Anfangsteil der Schlinge gebildet wird. Darauf zieht es dorsal, überlagert die dorsale Übergangsstelle des Magens in das Duodenum und endigt in der Höhe des distalen Magenendes. In einer Entfernung von 0,5 mm vom letzteren mündet in den Duodenalabschnitt, an dessen ventraler Wand der Ductus choledochus. Auf demselben Querschnitt dicht neben dem Ductus choledochus ventral von ihm sieht man noch einen zweiten Gang in den Darm münden — den Pankreasausführungsgang. Nach Göppert kommen auch dem Triton drei Pankreasanlagen zu, zwei ventrale und eine dorsale. In diesem Stadium sind bereits alle drei Anlagen mit einander verschmolzen; es ist schon ein einheitliches Pankreas vorhanden. Der dorsale, durch die Schlingenbildung des Darmes weiter distal befindliche Pankreasabschnitt liegt der linken Duodenalwand eng an, erstreckt sich jedoch auch auf den Magen und ist durch ein Mesenterialband mit seiner dorsalen Wand verbunden. Die beiden Lungensäcke ziehen im dorsalen Teil der Leibeshöhle über den Magen kaudalwärts. Sie sind in dorso-ventraler Richtung abgeplattet und verschieden lang, der rechte etwas länger als der linke; ihr distales Ende besteht aus einer dichten Zellenmasse. Von den Lungensackenden ist der Magengrund 0,6 mm entfernt.

Die Milz findet man auf der dorsale Magenwand, in ihrem vorderen Abschnitt. Sie liegt links neben der Mittellinie und

ist über 34 Schnitte zu verfolgen. Ihre Länge beträgt 0,5 mm; ihr distales Ende ist vom Magengrunde 0,7 mm entfernt. Das kraniale Ende der Milz liegt der Magenwand dicht auf, so dass es den Anschein hat, als wäre sie mit ihr verwachsen. Man sieht jedoch weiterhin eine Mesenterialplatte auftreten, welche sie an die Magenwand befestigt. Dieselbe schliesst sich mitten an die Basis der Milz an. Der linke Lungensack, welcher in der Höhe, wo die Milz auftritt, genau in der Mittellinie des Körpers liegt und medial und über der Milz kaudalwärts zieht, nähert sich allmählich der rechten Seite derselben. Die Milz nimmt nach wenig Schnitten an Grösse zu und übertrifft bald auf dem Querschnitt an Umfang den Lungensack, welcher nun rechts dicht neben ihr liegt, sie schliesslich berührt (Fig. 6).

Abgesehen von ihrer Verbindung mit der Magenwand und der Anlagerung an den linken Lungensack, liegt die Milz frei in der Leibeshöhle. An ihr äusserstes, distales Ende schliesst sich ein Mesenterium an, welches an der dorsalen Körperwand inseriert. Auch ein Zipfel des dorsalen Pankreasabschnittes legt sich an dieses Mesenterium unmittelbar hinter dem Milzende an und ist mit ihm verbunden. Weiterhin geht das Mesenterium auf das übrige Pankreas über und fixiert auch das distale Magenende in der Leibeshöhle. An präparierten Exemplaren von dieser Länge sieht man schon bei geringer Lupenvergrösserung einen Zipfel des Pankreas auf die dorsale Magenwand und an das distale Ende der Milz heranziehen.

Auf dem Querschnitte hat die Milz eine dreieckige Gestalt; ihre Ecken sind abgerundet. Ihre Basis ist der Magenwand zugekehrt, die Spitze ist gegen die Wirbelsäule gerichtet. Die mesenteriale Befestigungslamelle ist schmal, so dass der Abstand der Milzbasis von der Darmwand ein ganz geringer ist. Der grösste dorso-ventrale Durchmesser der Milz beträgt 0,014 mm, ihre grösste Breite an der Basis 0,02 mm. Die Milzkapsel besteht aus einer dünnen Gewebsschicht, von welcher zarte Stränge

ins Innere des Organes abgehen (Trabeculae). Das Milzgewebe besteht aus Zellen mit einem grossen, länglich-runden Kern. Zwischen den Zellen sieht man zahlreiche Blutkörperchen. Eine auffallend grosse Zahl von Mitosen deutet auf intensive Wachstumsvorgänge im Innern der Milz. In der Anordnung der Milzelemente findet man keine Regelmässigkeit; ebensowenig deutet die Verteilung der Blutkörperchen auf eine solche hin. Die Kerne der Milzzellen sind 18—14 μ lang und 9—15 μ breit. Sie stimmen in Form und Grösse mit den Zellenkernen der Magenwand und dessen Epithels überein. Gefässe sieht man in der Magenwand, sowie auch an der Insertionsstelle der Mesenterialplatte. Von hier ziehen sie auch in die Milz hinein.

Bei der Beschreibung meiner Befunde am Siredon pisciformis habe ich ein Stadium geschildert, in welchem die Milz eine eigenartige Struktur aufwies. Sie stellte einen mit Blut gefüllten Sack vor. Noch weit auffallender finde ich dasselbe bei Triton taeniatus.

Eine Larve von 15,0 mm Körperlänge (Serie IV), zeigt in Bezug auf die Lagerung der Organe nahezu die gleichen Verhältnisse, wie das oben geschilderte Exemplar. Doch muss ich darauf hinweisen, dass diese Larve, trotz ihrer geringeren Körperlänge, ein älteres Stadium repräsentiert als das vorige. Sie stammt aus einer andern Zucht.

Die Milz ist an die dorsale Magenwand durch eine Mesenteriallamelle befestigt und hängt — auf dem Querschnitt — wie eine Beere an ihrem Stiel an der Magenwand herab. Sie erstreckt sich durch 35 Schnitte, ist also 0,5 mm lang. Vom Magengrunde ist ihr distales Ende 0,3 mm entfernt. Auf dem Querschnitt ist sie länglich rund, in dorso-ventraler Richtung ist sie etwas abgeflacht. Sie reicht von der Magenwand bis an die Leibeswand, die sie stellenweise berührt. Ihr dorso-ventraler Durchmesser beträgt 0,02 mm, ihre grösste Breite 0,03 mm. Am distalen Ende läuft sie in einen Kegel aus. Der linke

Lungensack, welcher in der Mittellinie des Körpers dorsal vom Magen nach hinten zieht, begleitet die Milz an ihrer medialen Seite über eine Strecke von 0,1 mm. Eine so innige Berührung, wie sie am vorigen Stadium beobachtet wurde, liegt hier nicht vor. Die Kapsel ist ungemein dünn. Vom eigentlichen Milzgewebe ist wenig zu sehen. Das ganze Organ ist ein prall mit Blut angefüllter Sack, in welchem man neben roten Blutkörperchen, einzelne dunkel gefärbte, d. h. weisse, sieht. Am kaudalen Milzende findet man die Gewebsmassen lateral, das Blut medial. Ein Blutgefäss kann man von der Milz durch die Mesenterialplatte nach vorn, auf die dorsale Magenwand verfolgen.

Am besten illustriert die Ausdehnung dieses Blutsackes ein Sagittalschnitt. Von einem solchen sind die Umrisse mit der Kamera bei 59facher Vergrösserung gezeichnet (Fig. 8). Auch an anderen jüngeren und älteren Stadien finde ich dieses Bild.

Was diese grosse Blutmenge in der weiteren Entwickelung der Milz zu bedeuten hat, ist mir bisher noch nicht klar geworden. Bekanntlich fehlen den Urodelen das Knochenmark und die Lymphdrüsen. Man könnte deshalb vielleicht daran denken, dass die Milz bei ihnen früh als blutbereitendes Organ in Funktion tritt, und dass die Blutmassen, die wir in ihr finden, sich dort gebildet hätten.

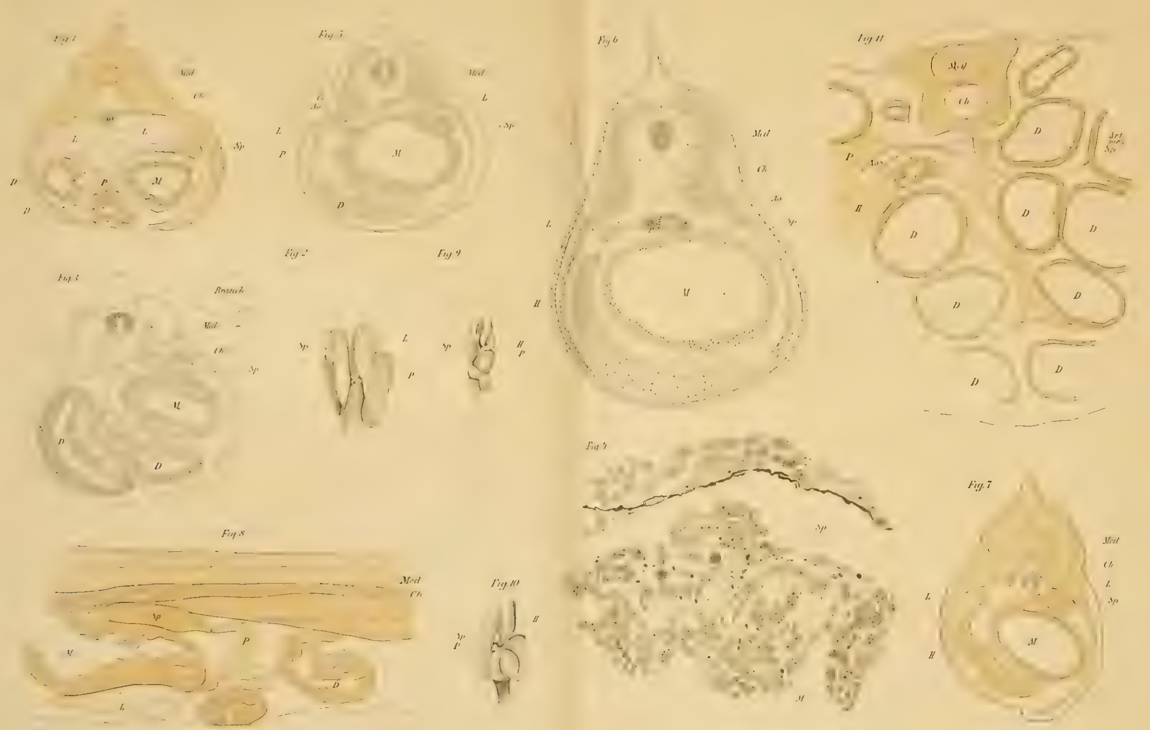
Eine der jüngsten Tritonlarven, an der sich eine Milzanlage mit Sicherheit erkennen lässt, ist 10,0 mm lang (55 mm Mund-Afterlänge) (Serie IX). Der Magen-Darmtrakt bildet bereits eine kleine nach rechts gerichtete Schlinge. Die Larve hat das Ei schon verlassen, im Magen und Darm findet man Nahrungsreste. Im Epithel des Verdauungsrohres sieht man noch zahlreiche Dotterplättchen. Der Magen besitzt Drüsen; stellweise findet man in ihm Flimmerepithel.

Die Leber liegt im vorderen Abschnitt der Leibeshöhle, ventral vom Magen. An seiner rechten Seite zieht sie dorsal

hinauf, erreicht jedoch nicht das Niveau des Magendorsums. Die grosse Gallenblase befindet sich rechts vom Magen.

In der Gegend der Ursprungsstelle des Ductus choledochus zum Teil in der Lebersubstanz beginnt das Pankreas. Es liegt anfangs ventral von der Gallenblase, zwischen dieser und der Leber. Letztere hört bald darauf auf, in einer Entfernung von 0,4 mm ovalwärts vom Magengrunde (S. IX, R. V, pag. 7), 0,02 mm vor dem proximalen Ende der Schlinge. Nach zwei weiteren Schnitten verschwindet die Gallenblase. Das Pankreas ist bereits einheitlich; es liegt anfangs unter dem Magen, zieht weiter distal an dessen rechte Seite, in den vorderen Winkel zwischen Magen und Duodenum; erstreckt sich dorsalwärts an der Magenwand bis nahezu an die mediale Leibeshöhlenwand, an welche es durch ein kurzes Mesenterium befestigt ist. In diesem Mesenterium verläuft von der Aorta ein Gefäss in den dorsalen Zipfel des Pankreas. Distal erstreckt sich das Pankreas bis zum Magengrunde. Zwei Gänge, wohl der Ductus choledochus und ein Pankreasgang, verlaufen in kranio-kaudaler Richtung und münden neben einander von der linken Seite her ins Duodenum.

Die Milzanlage liegt der dorsalen Magenwand auf, rechts von der Mittellinie. Sie ist 0,1 mm lang und erstreckt sich über 10 Schnitte. Vom Magengrunde ist ihr distales Ende 0,3 mm entfernt. Zum Teil ist sie noch mit der Magenwand verwachsen, doch sieht man schon an ihrem proximalen Ende ein Mesenterium sich bilden. Zwischen ihr und der Magenwand verläuft ein Gefäss, dessen Wandung aus einer zarten Endothelröhre besteht. An das distale Ende der Milzanlage erstreckt sich der dorsale Zipfel des Pankreas. Er zieht dicht an sie heran, so dass die Zellen des einen Organes mit denen des anderen sich berühren. Vom hinteren Ende der Milzanlage und dem dorsalen Pankreaslappen an zwischen diesen und der dorsalen Leibeshöhlenwand ist eine Mesenteriallamelle ausgespannt, welche sowohl die genannten Organe, als auch weiter kaudalwärts den



Verlag v J F Bergmann, Wiesbaden

Lith. Anst. v C Kirst, Leipzig

Darm an die dorsale Leibeswand befestigt. Auf dem Querschnitt besteht die Milzanlage aus wenigen Zellen. Die Zellkerne sind granuliert und ihre Breite schwankt zwischen 9—12 μ, ihre Länge habe ich auf 15 μ gemessen. Sie sind etwas kleiner als die Zellkerne der Pankreasanlage und des Darmepithels. Erstere sind 12—18 μ breit und 20 μ lang, letztere 20—22 μ lang und 15 μ breit. Der grösste dorso-ventrale Durchmesser der Anlage beträgt 0,03 mm, der bilaterale, senkrecht zum ersteren 0,06 mm.

Die Milzanlage ist an die Darmwand mit ihrer linken Seite befestigt, durch ein in Bildung begriffenes Mesenterium. Zwischen der Darmwand und der Milzanlage, zwischen den beiden Blättern des Mesenterium, sieht man Gefässquerschnitte — kenntlich an den Blutkörperchen, die man stellenweise in ihnen antrifft. In der Pankreasanlage sieht man runde, stärker lichtbrechende Körperchen — Sekretkörperchen, die der Milzanlage fehlen.

Die ganze Milzanlage ist nach rechts gerichtet, sie strebt dem dorsalen Zipfel der Pankreasanlage entgegen. Auf den beiden letzten Schnitten der 5. Reihe (Serie IX) stehen sie miteinander im Zusammenhang. Um diesen Zusammenhang genauer kennen zu lernen, wurden die beiden Anlagen auf Wachstafeln von entsprechender Dicke bei starker Vergrösserung (330 mal) in Umrissen gezeichnet, die Formen ausgeschnitten, und die einzelnen Platten zu einem Modell zusammengefügt. An diesem Modell erkennt man nun deutlich, dass die Milzanlage gegen ihr distales Ende hin, rechts von der Mittellinie des Magens herunterrückt, ein Zipfel der Pankreasanlage dagegen hinauf, ihr entgegen, bis sie beide aufeinander stossen. Es ist die Milzanlage des Triton ebenso wie die des Siredon etwas schräg von rechts hinten, nach links vorn gerichtet.

Ein zweites Exemplar, welches dieselbe Länge hat, Mund-After 5,5 mm (Serie X), aber doch jünger als jenes ist, zeigt dieselbe Lagerung des Darmes und seiner Anhangsorgane. Die Milzanlage ist jedoch hier in ihrem ersten Auftreten zu sehen.

Sie ist ein ganz kleines Zellenhäufchen, das der dorsalen Magenwand aufsitzt und erstreckt sich durch vier Schnitte, hat also eine Länge von 0,05 mm. Sie liegt unmittelbar am dorsalen distalen Ende des Magens; zwei Schnitte nach der Milzanlage hört der Magen auf. Mit der Pankreasanlage steht sie im Zusammenhang. Die Zellkerne sind granuliert, in Bezug auf die Grösse und Aussehen sind sie von den Zellkernen der Pankreasanlage nicht zu unterscheiden, ihre Gestalt ist länglich rund. Mit der Magenwand ist sie verwachsen und reicht bis an das innere Magenepithel. Sie liegt in einer seichten Vertiefung. Diese hinterlässt den Eindruck, als wäre sie aus der Magenwand ausgeschnitten, wobei der Schnitt bis zur Basis der Magenepithelzellen geführt wäre. Mit letzteren sind die Elemente der Milzanlage jedoch nicht verbunden; deutlich sieht man zwischen beiden eine Scheidewand (Fig. 12). Ein Lumen in der Milzanlage, wie ich das an Siredonlarven beschrieben habe, finde ich auch beim Triton.

Man sieht ein solches noch bei einer Larve von 11,5 mm Körperlänge. Eine farblose, durchsichtige sekretähnliche Masse füllt es zum Teil aus. In dem jüngsten Stadium, welches die Milzanlage zuerst aufweist (Serie X) erstreckt sich dieselbe nur über wenige Querschnitte; sie ist mit der Magenwand verwachsen. Die wenigen Zellen, aus denen sie besteht, zeigen eine fast epitheliale Anordnung.

Fasst man alle Umstände zusammen, unter welchen das Lumen angetroffen wird, so haben alle Stadien das gemeinsam, dass die Milzanlage noch keine Differenzierung zeigt. Die Anordnung ihrer Elemente erinnert an die eines Epithels. In dem Lumen der Milzanlage sieht man stellenweise eine farblose, durchsichtige Masse, die einem Sekret ähnlich ist. Letztere gleicht wenigstens dem im Darmkanal des Siredon vorhandenen Sekret. Während aber der Darm des Triton stellenweise Flimmerepithel hat, besitzen die Zellen, welche in der Milzanlage das

Lumen umgeben, keine Flimmer. Ebenso findet man keine im Lungensack des Siredon. Da die Annahme, das Lumen wäre ein Blutgefäss, durchaus von der Hand zu weisen ist, so finde ich für dasselbe keine andere Erklärung, als die bereits bei der Beschreibung des Siredon abgegebene, nämlich, dass diese an ein Epithel erinnernde Anordnung der Zellen in der jüngsten Milzanlage aus ihrer Herkunft vom Entoderm zu erklären ist.

Die Milz des Triton taeniatus tritt in ihrer ersten Anlage ähnlich, wie die des Siredon pisciformis auf — an der Übergangsstelle des Magens in das Duodenum auf der dorsalen Wand. Man sieht auch gleiche Beziehungen dieser Anlage zum Pankreas. Ein Unterschied besteht jedoch darin, dass die Pankreasanlagen, die dorsale und die beiden ventralen, wie sie auch für den Triton taeniatus nachgewiesen sind, hier schon sehr früh mit einander verschmelzen. Nur aus den Befunden am Siredon weiss man, dass es die dorsale Pankreasanlage ist, die an die Milz heranreicht. Sodann bleibt ihr Zusammenhang mit der Milzanlage länger bestehen; sie wird nicht sobald nach vorn verlagert. Noch an Exemplaren von 15,0 mm Körperlänge findet man die Milz in der Nähe ihres Ursprungsortes und dicht vor dem Pankreas (Fig. 9). An solchen von 22,0 mm ist sie nur um ein Geringes weiter nach vorn gerückt (Fig. 10). Dieser Unterschied besteht auch zwischen den ausgebildeten Tieren: beim Siredon pisciformis liegt die Milz mehr proximal, als beim Triton taeniatus.

Wir kommen nun zur Beantwortung der Frage über die Herkunft der Milzelemente. Wie bei Siredon pisciformis muss ich auch bei Triton den Zusammenhang der Milzanlage mit der dorsalen Pankreasanlage hervorheben. Schon an dem 10,0 mm (55 mm Mund-After) langen Exemplar war der Zusammenhang beider Anlagen, wie ich das auch an dem nach diesem Präparat angefertigten Wachsmodell gesehen, auffallend.

Auf dem anderen, etwas jüngeren Stadium, gleichen die Elemente beider Anlagen bezüglich der Grösse und Form einander vollkommen. Dabei erstreckt sich der dorsale Zipfel der Pankreasanlage bis an die Milzanlage. Eine dritte Serie von einem 10,5 mm langen Triton, Serie VIII, der in der Entwickelung seiner Organe genau die gleichen Verhältnisse zeigt, weist einen noch innigeren Zusammenhang der Milzanlage mit der dorsalen Pankreasanlage auf, so dass Reihe IX, Schnitt 12 und 13, Serie VIII, die Elemente der einen in die der anderen vollständig übergehen. Die Pankreasanlage enthält jedoch Sekretkörnchen, welche der Milzanlage fehlen — ein Zeichen dafür, dass die erstere bereits in Funktion getreten ist. Zugleich ist auch hier die Milzanlage mit der Magenwand verwachsen.

Vergegenwärtigt man sich die Entstehungsweise der Milzanlage auf Grund der angeführten Befunde, so treffen wir sie bei ihrem ersten Auftreten an einer bestimmten Stelle der Magenwand an — es ist das die Übergangsstelle des Magens in das Duodenum. Wir wissen nun, dass aus der dorsalen Duodenalwand durch Ausstülpung die dorsale Pankreasanlage hervorgeht, von allen drei Anlagen als erste. Ihr Ursprungsort ist der Anfangsteil des Duodenum. — Der ganze Vorgang verläuft folgendermassen.

Die dorsale Pankreasanlage entsteht früh, bereits bei einer etwas weniger als 6,0 mm langen Larve im Grunde einer flachen Ausbuchtung an der dorsalen Seite des Darmes, die den Beginn der Ausbildung der Gastroduodenalschlinge andeutet (Göppert). Zur Zeit des Auftretens ist der entodermale Teil der Darmwand an dieser Stelle in seinen seitlichen und ventralen Teilen noch sehr dick und aus vielfach über einander angeordneten stark dotterhaltigen Elementen zusammengesetzt. Nur der dorsale Teil der Wand ist bereits differenziert und wird durch eine einfache Schicht ziemlich hoher und schmaler, schon weniger Dotter enthaltender Cylinderzellen gebildet. Der mesodermale Teil der

Darmwand besteht noch aus einer einfachen Schicht abgeplatteter Elemente. Von der Ausbildung einer Muscularis ist noch nichts zu erkennen. An der dorsalen Wand des oben bezeichneten Darmstückes, am Vorderende der beginnenden Gastroduodenalschlinge beginnt sich das Entoderm auszustülpen; ihm folgt das Darmfaserblatt. Das proximale Ende der Ausstülpung erstreckt sich bis in die Nähe des Magengrundes. Die weitere Ausbildung erfolgt durch Vermehrung der Anzahl ihrer Elemente, wodurch sie sich vergrössert und sowohl nach hinten als auch nach vorn an Ausdehnung gewinnt. Hieran nehmen auch die mesodermalen Elemente Teil, die sich unterdess vermehrt haben. Durch weitere Wachstumsvorgänge kommt die Duodenalschlinge zu stärkerer Ausbildung. Es rückt mit ihr der Ursprungsort der Anlage und mit ihm ihr grösserer Teil weiter vom Magengrunde seitlich ab, während ihr vorderer Zipfel, in welchem gleichfalls Elemente aus der Pankreasanlage zurückbleiben, mit demselben im Zusammenhang verbleibt. Dies ist dasjenige Stadium, welches auf den Serien von 10,0 mm und 10,5 mm langen Larven zu sehen ist. *Aus dem an der dorsalen Magendarmwand zurückgebliebenen Teil der Pankreasanlage geht nach meiner Ansicht die Milzanlage hervor*, die wir auf den genannten Querschnitten in ihrem ersten Auftreten beobachten. Diese rückt durch ferneres Wachstum des Magens weiter kranialwärts und löst allmählich ihren Zusammenhang mit der auch weiter gewachsenen dorsalen Pankreasanlage. Beim Siredon erfolgt dieser Vorgang früh, beim Triton später; beim ersteren liegt auch am ausgebildeten Tier die Milz weiter nach vorn, als beim letzteren.

Auf Grund der genannten Befunde kann ich also einen innigen, wahrscheinlich genetischen *Zusammenhang der Milzanlage mit der dorsalen Pankreasanlage feststellen*. Ihren spezifischen Charakter aber bekommt die Milz erst später durch das Eindringen mesenchymatöser Elemente von der Magenwand her.

Hieraus erklärt sich in ungezwungener Weise das späte Auftreten der Milz. Alle Autoren, die sich mit ihr beschäftigt haben, geben an, dass sie erst nach dem Auftreten des Pankreas erscheine. Weiter erklärt sich in derselben Art die nahe Nachbarschaft beider Organe, wie wir sie in allen Tierklassen antreffen und für die bisher eine befriedigende Erklärung fehlte.

Kupffer hat für den Acipenser sturio zwei hinter einander liegende dorsale Pankreasanlagen gefunden, die sich beide an dem Aufbau der Milz beteiligen. Die jüngsten Stadien, die ich von Triton besitze, lassen derartiges nicht erkennen. Auch Goeppert hat am Triton nur eine dorsale Pankreasanlage nachgewiesen.

Über die Milzanlage des Triton liegen bis auf die bereits beim Siredon angeführte kurze Notiz Maurers in der Litteratur keine Angaben vor. Auf die Ansicht Maurers gehe ich hier nicht weiter ein, da ich noch bei meinen Untersuchungen an Rana temporaria darauf zurückkomme.

b) Anuren.

Rana temporaria.

Ich wähle zur Besprechung zunächst die Serie (II) einer 7,8 mm (Mund-Afterlänge) Larve, da diese bereits Verhältnisse aufweist, wie sie auch bei älteren in gleicher Weise anzutreffen sind.

Der Darm ist mehrfach gewunden. Sein Epithel ist ein cylindrisches. Die Cylinderzellen haben einen deutlichen Kutikularsaum und liegen einer dünnen basalen Gewebslamelle auf. Sie sind durch sie von dem darunter liegenden Gewebe getrennt. Die Epithelzellen haben einen runden Kern und ein deutlich sichtbares Kernkörperchen. Hin und wieder sieht man Mitosen in diesen Zellen, die senkrecht zum Längsdurchmesser der Zelle

gerichtet sind und auf eine Vermehrung der Epithelzellen, die die Wand zusammensetzen, hindeuten. Die Leber liegt mit dem bereits einheitlichen Pankreas in der rechten Körperhälfte zwischen Darmschlingen. Während die Milzanlage an den bisher betrachteten Siredon und Triton mit der Magenwand verbunden war, finden wir sie hier an einer ganz anderen Stelle. Weder mit dem Magen, noch mit dem Darm steht sie hier im Zusammenhang, sie liegt einer Gefässwand an. In der dorsalen Mittellinie des Körpers verläuft die Aorta. Von ihr zweigt sich die Arteria mesenterica, die ventral zu den Darmschlingen zu verfolgen ist, ab. An ihrer Abgangsstelle aus der Aorta finden wir im dorsalen Mesenterium ihrer Wand die Milzanlage. Dieser Ort ist dadurch ausgezeichnet, dass sich hier auch die Abgangsstelle der Gefässe zur Leber und zum Pankreas finden.

Die Anlage ist kugelig, besitzt somit schon annähernd die Gestalt des definitiven Organes und lässt sich über acht Schnitte meiner Serie verfolgen. Ihr Durchmesser beträgt somit 0,1 mm. Auf dem Querschnitt sieht man sie links an der Mittellinie (Fig. 11) im dorsalen Mesenterium, dicht der Wand der Arteria mesenterica angelagert, welche ventral verläuft. Die Milzanlage berührt sie nur an einer Stelle. In der Nachbarschaft dieser Arterie und um ihre Scheide herum sieht man zahlreiche runde Zellen mit rundem granulierten Kern und einem Kernkörperchen; oft zeigen sich auch Mitosen unter ihnen. In der Milzanlage sieht man neben Zellen mit einem fein granulierten Kern auch Blutkörperchen.

An einem jüngeren Stadium von 6,0 mm Mund-Afterlänge (Serie VIII) ist der Darm mit seinen Anhangsgebilden in ähnlicher Weise entwickelt, wie an der oben beschriebenen Larve. Auch die Milzanlage befindet sich an derselben Stelle. Ein Unterschied gegen das vorige Stadium besteht jedoch darin, dass die Milzanlage mit der Wand der Arteria mesenterica inniger

verwachsen ist — sie liegt ihr breiter an. Das Gleiche sieht man auch an einer noch jüngeren Larve — 5,0 mm Mund-Afterlänge (Fig. 13, 14). Sie erscheint hier als ein kleines, rundes Körperchen, dessen Durchmesser 0,2 mm beträgt. Aussen, um die Scheide der Arteria mesenterica herum, findet man die gleichen runden Zellen, wie an der ersten Larve. Doch sind sie hier nicht so zahlreich wie dort. Die Milzanlage liegt dorsalwärts von diesen Zellen. Vorn, auf den ersten Querschnitten, wo die Milz auftritt, ist sie deutlich von ihnen getrennt durch einen kleinen Zwischenraum. Auf der folgenden Reihe (Serie X, R. II, pag. 5) geht sie aber ohne besondere Abgrenzung in die ventral von ihr befindlichen Rundzellen über — zugleich ist sie mit der Arterienwand verwachsen, so dass man keine Grenze zwischen letzterer und der Milzanlage nachweisen kann. Dieses ist das jüngste Stadium, an welchem man die Milz als ein besonderes Gebilde erkennen kann[1]) (Fig. 13, 14).

Sucht man nun bei jüngeren Exemplaren nach der Milz, so findet man an der Stelle, wo sie später auftritt, bei Larven von Rana 4,2 mm (Mund-After) eine kleine zelluläre Verdickung dicht an der linken Seite der Arteria mesenterica im dorsalen Mesenterium. An derselben Stelle,

1) Die Grössenmessung der einzelnen Individuen, hat nur einen approximativen Wert für die Schätzung des Entwickelungsstadiums, denn äussere Umstände, wie Temperatur, Ernährungsverhältnisse sowie sonstige Lebensbedingungen beeinflussen bekanntlich ungemein das Wachstum der Amphibien. Eine Variation von diesen Faktoren macht sich gleich in ihrer Entwickelung bemerkbar. Ich habe die fixierten und gehärteten Tiere, bevor ich sie einbettete genau gemessen und die Masse in dieser Arbeit angegeben. Nimmt man aber gleich lange Exemplare aus verschiedenen Zuchten so findet man die inneren Organisationsverhältnisse vielfach verschieden. Es empfiehlt sich daher für entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Amphibien bei den Massangaben sich nur an die Exemplare derselben Zucht zu halten. (Vgl. dazu Keibel, Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Anat. Anz. XI. Bd. (pag. 231); Mehnert, die individuelle Variation des Wirbeltierembryo. Morphologische Arbeiten, V. Bd.; Fischel, Über Variabilität und Wachstum des embryonalen Körpers. Morphol. Jahrb., XXIV. Bd.)

aber rechts geht von ihr ein Gefäss zur Leber. Die erwähnte zellige Verdickung erstreckt sich über elf Schnitte und ist mithin 0,1 mm lang. Eine scharfe Abgrenzung derselben von den benachbarten Elementen ist nicht wohl möglich, nur eine andere Anordnung der Zellkerne fällt auf. Die Zellkerne dieser Anlage weisen nämlich keine Regelmässigkeit in ihrer Anordnung auf, während die Kerne der Umgebung der Längsrichtung des Gefässes parallel gestellt sind. In der Zellenanhäufung sieht man eine gelbe, stärker lichtbrechende Masse, die aus Dotterelementen besteht. Die Kerne der cellulären Anhäufung sind verschieden gross, einige von ihnen stehen in der Grösse den Zellkernen des Darmepithels ein wenig nach. Mit einer Darmschlinge steht diese Milzanlage durch ein Mesenterium in Verbindung. Dieses beginnt ventral von der Milzanlage, dicht an der Arterienwand, zieht eine kurze Strecke parallel der Arteria mesenterica und setzt sich darauf an eine Darmschlinge an.

Diese erste Milzanlage fand ich auch schon bei einer Larve von 3,8 mm (Mund — Afterlänge) (Serie XIII). Sie erstreckt sich hier über 10 Querschnitte, ist aber weniger deutlich als besondere Anlage von der Umgebung zu unterscheiden. Die grössere Menge von Dotterelementen, die geringere Anzahl der Darmschlingen auf dem Querschnitte weisen auf ein jüngeres Individuum hin.

Von diesem Stadium habe ich auch eine Serie von Sagittalschnitten angefertigt (Serie XIII). Hier sieht man gleichfalls eine zellige Verdichtung, die der Wand der Arteria mesenterica an ihrer proximalen Seite anliegt. Sie befindet sich in dem Winkel, den eine Mesenteriallamelle, welche von der Arteria mesenterica ventral zieht, mit ihrer Wandung bildet.

An einem Exemplar von 3,2 mm Mund — Afterlänge (Serie XVI) ist das Körpergewebe reichlich mit Dotterschollen durchsetzt. Um die Wand der Arteria mesenterica an ihrem Ursprung von der Aorta findet man eine gleichmässige Zellenmasse, manschetten-

förmig um ihre ganze Peripherie ausgebreitet. Dadurch erscheint die Gefässwand verdickt. Diese Zellenmasse erstreckt sich ventral bis zu einer Mesenteriallamelle, welche von diesem Gefäss zur Darmwand zieht. Ferner sieht man die Zellenmasse sich von der Arteria mesenterica auch auf den Anfangsteil eines Gefässes fortsetzen, welches rechts aus ihr entspringt und zum Pankreas geht. Sie hört nach 0,09 mm auf und die Fortsetzung des Gefässes von dieser Zellenmasse ab ist ein dünnes Endothelrohr. In dieser allseitig die beiden Gefässe umgebenden Gewebsmasse erkennt man an der linken Seite der Arteria mesenterica (Serie XVI, R. II, Schn. 8, 9) eine mässige Hervorragung. Sie liegt der Abgangsstelle des Pankreasgefässes gegenüber, dort wo man an älteren Stadien die Milz findet und ist wohl als allerjüngste Milzanlage aufzufassen. An noch jüngeren Stadien lässt sich eine Milzanlage nicht nachweisen.

Fasst man kurz die Befunde über die Entwickelung der Milz bei Rana temporaria zusammen, so findet man an ganz jungen Stadien, bei denen der Darm nur wenige Windungen zeigt, die Leber entwickelt ist, das Pankreas aus seinen drei Anlagen schon verschmolzen ist, alle Gewebe noch mit Dotterschollen erfüllt, die Gefässe als dünne Endothelröhren kenntlich sind, die Milzanlage an der Ursprungsstelle der Arteria mesenterica aus der Aorta als eine kleine Anhäufung von Zellen, welche die Gefässwand umgiebt. Die Zellenmasse nimmt an Umfang allmählich zu durch mitotische Vermehrung. Stärker ausgeprägt ist das Anwachsen der Zellenmasse an der vorderen und linken seitlichen Arterienwand. An dieser Stelle findet später eine Anhäufung von runden, zelligen Elementen statt, die man an der ganzen Arterienscheide verfolgen kann. In dieser Zellenmasse ist die Milz aufgetreten als ein kleines Körperchen, welches anfangs nur undeutlich, später aber immer deutlicher von der Umgebung sich abhebt und zuletzt der Gefässwand nur mit einem kleinen Teil der Peripherie an-

hängt. Das ganze Gebilde befindet sich im dorsalen Mesenterium, nahe dem Winkel, welchen die Aorta mit der Arteria mesenterica bildet.

Dass also die Milz bei Rana aus einer anderen Anlage hervorgeht als bei den urodelen Amphibien, ist schon früher von einigen Autoren festgestellt worden. Ich kann deren Angaben durch meine eigenen Beobachtungen nur bestätigen.

Über die Herkunft der Zellen an der Abgangsstelle der Arteria mesenterica aus der Aorta, aus welchen die Milzanlage hervorgeht, finden wir in der Litteratur zwei Angaben. Während einige Autoren früher nur die Thatsache festgestellt hatten, dass sie dort entsteht, hält Goette in seinem Hauptwerk über die Entwickelung des Bombinator igneus diese Elemente für Abkömmlinge der Dotterbildungszellen. In welcher Art er das begründet, habe ich bereits in der Litteraturübersicht zu dieser Arbeit referiert. Nach ihm ist die Milz ein mesodermales Gebilde.

Eine von der obigen durchaus abweichende Erklärung über die Herkunft der Milz bei Rana temporaria giebt Maurer an. Sie geht nach ihm hervor aus den runden Zellen, die sich an der Scheide der Arteria mesenterica ansammeln und in letzter Instanz vom Darmepithel herstammen. Mithin hat die Milz nach Maurer einen entodermalen Ursprung.

Er stützt diese Behauptung durch Beobachtungen von Kernteilungsfiguren und direkten Messungen von Zellkernen. Er hat nämlich in den Epithelzellen des Darmes Mitosen, deren Äquatorialplatten in der Richtung der Längsachse der Zelle standen, gesehen und nimmt nun an, dass die Zelle aus ihrem Bestande in das darunterliegende Gewebe hinabrückt. Diese herabgerückten Zellen sammeln sich um ein kleines Darmgefäss, beginnen längs dessen Scheide eine Wanderung und gelangen schliesslich an die Arteria mesenterica. Die runden Zellen, die man an Larven von 8 mm Mund — Afterlänge in grosser Anzahl dort antrifft, wie

ich das auch bestätigen kann, sind nach Maurer Derivate des Darmepithels und stellen lympathische Elemente vor, die auch der Milz ihren Ursprung geben.

Weiter führt Maurer als Beleg für die Richtigkeit seiner Behauptung direkte Messungen von Zellkernen an. Er sucht aus 10 Massangaben den Beweis zu führen, dass die runden Zellen in den Arterienscheiden aus dem Darmepithel stammen und nicht etwa vom Bindegewebe. Am Schlusse seiner Abhandlung aber führt er an, dass er auch in andern Organen (Niere, Extremitätenanlage), Massen von rundlichen Zellen mit grossen Kernen gefunden hat und dass er nicht der Meinung wäre, dass ähnliche Zellen, wie die oben geschilderten, nicht auch aus mesodermalen Elementen sich bilden könnten. Nur für die Rundzellen in den Arterienscheiden des Darmkanales nimmt er eine Abstammung aus den Epithelzellen des Darmes an.

Es ist schwer zu entscheiden, ob die Maurersche Ansicht richtig ist oder nicht. Ich muss gestehen, dass ich durch meine Beobachtungen zu keinem sichern Resultat gelangt bin.

Wenn Maurers Theorie richtig ist, so stimmt die Entwickelung der Milz bei Anuren und Urodelen insofern überein, als sie bei beiden entodermal ist. Während sie aber bei den Urodelen nach meinen Untersuchungen aus dem dorsalen Pankreas abstammt, würde sie bei Anuren in letzter Instanz aus dem Darmepithel direkt herkommen. Wenn Zellen aus dem epithelialen Keimblätterverbande austreten, so werden sie nach unserer jetzigen Anschauung mesenchymatös. Die Entstehung von Mesenchymkeimen aus dem Entoderm kann nach den Untersuchungen von Selenka u. a. nicht bezweifelt werden. Es würde dann also die Milz der Anuren „mesenchymatösen“ Ursprungs sein, wobei freilich zu beachten ist, dass diese Mesenchymkeime aus dem schon differenzierten Darmepithel stammen werden.

Ähnliche runde Elemente, wie man sie in der Milz der Anuren sieht, hat Laguesse auch an Fischen frühzeitig auftreten gesehen und hält sie für Abkömmlinge des Mesenchyms. Es ist ja bekannt, dass diese nach Art der Wanderzellen ihren Ort verändern können. Wenckebach hat an den durchsichtigen Knochenfischembryonen gesehen, wie sie mittelst amöboider Bewegungen sich im Körper des Embryo fortbewegten und nach bestimmten Stellen hinkrochen. Sie dringen aktiv in alle grösseren und feineren Spalträume hinein, welche zwischen den Keimblättern und den aus ihnen entstandenen Organanlagen vorhanden sind. Überall bilden sie eine Füll- und Bindemasse zwischen denselben, welche später als Träger der Blut- und Lympfbahnen eine erhöhte Bedeutung gewinnt.

Die Milz von Rana temporaria ist demnach eine mesenchymatöse Bildung, die abweichend von der der Urodelen im dorsalen Mesenterium an der Abgangsstelle der Arteria mesenterica auftritt.

2. Zur vergleichenden Anatomie der Amphibienmilz.

Im Vorhergehenden habe ich den ontogenetischen Befund bei Amphibien geschildert. Er erklärt jedoch nicht die auffallende Thatsache, warum die Milz bei Anuren und Urodelen eine so abweichende Lage hat. Wir müssen daher etwas weiter gehen und auf die Verhältnisse an ausgebildeten Amphibien unser Augenmerk richten. Die Vergleichung lehrt uns ausgebildete, höhere und niedere Zustände erkennen und erst durch Aneinanderreihen derartiger Befunde erlangt man eine richtige Erklärung für die beobachtete ontogenetische Thatsache. Dabei haben wir dann weiter auch die Phylogenie in den Kreis unserer Betrachtungen heranzuziehen. Wenn nämlich das biogenetische

Grundgesetz, dass der sich entwickelnde Organismus seine Stammesgeschichte rekapituliert, ohne alle Einschränkung bestände, so würden wir aus dem Studium der Entwickelung des einzelnen Wesens, dessen ganze Phylogenie erkennen. Wir wissen aber, dass jene Rekapitulation eine unvollkommene ist. Daher nimmt man an (Häckel), dass ein Teil der ontogenetischen Prozesse palingenetisch ist, auf Vererbung von einer Reihe verschiedenartiger Vorfahren beruht, andere Vorgänge dagegen cänogenetisch, durch Anpassung an besondere Bedingungen der embryonalen Entwickelung verursacht sind. Das volle Verständnis für Entstehung, Ausbildung oder Rückbildung eines Organs werden wir also nur erlangen, wenn wir sowohl seine vergleichende Anatomie, als auch seine palingenetisch normale und cänogenetisch modifizierte Entwickelung kennen zu lernen suchen. Nach Mehnert (pag. 8) ist ja die Cänogenese keine regellose Erscheinung, sondern lässt sich auf ganz gesetzmässige Prinzipien zurückführen.

Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Amphibien lassen in Betreff der Milz interessante Verhältnisse erkennen. Auffallend sind in der That die Unterschiede, die wir an den erwachsenen Urodelen und Anuren finden. Während nämlich bei den Urodelen die Milz ein mehr oder weniger langes Organ ist, das vermittelst einer Nebenplatte in der Nähe des Vorderarmes dem dorsalen Mesenterium aufsitzt, ist sie bei den Anuren ein mehr kugliger Körper, der im Gebiet des Enddarmes sich befindet. Doch haben wir gerade in dieser Tierklasse auch Formen, die abweichend von diesen eben angeführten eine vermittelnde Stellung einnehmen und dadurch die Ableitung der einen Form aus der andern gestatten. Durch eine Arbeit von Klaatsch hierauf aufmerksam gemacht, habe ich durch eigene Untersuchungen die Angaben dieses Autors verfolgt und mich von ihrer Richtigkeit überzeugt.

Eigene Untersuchungen habe ich bei Urodelen an Siren

lacertina, Menobranchus lateralis, Siredon pisciformis und Triton taeniatus, bei Anuren an Rana temporaria und Pelobates fuscus gemacht.

Von Siren lacertina stand mir ein in Spiritus konserviertes Exemplar zur Verfügung. Seine Länge betrug 40 cm. Beim Eröffnen der Leibeshöhle stösst man zunächst auf den Darmkanal, der in situ 19 cm lang war. Der Vorderdarm ist gerade gestreckt und 9 cm lang mit einer geringen Magenanschwellung die am distalen Rande des ihn zum Teil umfassenden, oberen Leberlappens beginnt. Der Mitteldarm ist mäanderartig gekrümmt: achtmal auf 7 cm Länge (Fig. 18). An ihn schliesst sich der geradegestreckte 3 cm lange Enddarm, der an Dicke den Mitteldarm ein wenig übertrifft. Der ganze Darmkanal ist durch ein dorsales und ein ventrales Mesenterium in der Leibeshöhle befestigt. Die Milz ist bei diesem Tier auffallend lang. Sie liegt dem dorsalen Mesenterium an, ist an dessen linker Seite befestigt und erstreckt sich durch die ganze Leibeshöhle, dem Darm entlang. Sie ist 0,2—0,3 cm breit, 13 cm lang, bandförmig und beginnt am Vorderdarm 2,5 cm vor dem proximalen Ende der Magenanschwellung und endigt am Anfang des Enddarmes mit zwei hinter einander liegenden schärfer abgesetzten Läppchen. Dorsal von ihr liegt der linke Lungensack. Er erstreckt sich gleichfalls durch die ganze Leibeshöhle und überragt die Milz nur um 0,5 cm. Die Leber umfasst mit einem Lappen den Vorderdarm vor seiner Übergangsstelle in den Magen, erstreckt sich im übrigen dorsal von ihm durch die Leibeshöhle bis etwa zu der halben Länge des mäanderartig gekrümmten Darmabschnittes. Sie ist 12 cm lang. Stärker ventralwärts vorspringende Teile lassen sich als Lappenbildungen deuten.

Das Pankreas findet man ventral und links seitlich an dem Magen-Darmabschnitt 4—5 cm vom Beginn der Magenanschwellung. Es ist mit einem etwas mehr als 1 cm langen,

stärker vorspringenden Teile mit der Darmwand verwachsen, erstreckt sich von hier in das dorsale Mesenterium und auch in die Mesenterialplatte der Milz zu dieser. Es begleitet sie mit einem Fortsatz über eine Strecke von 3 cm. Ein dünner Streifen des Pankreasgewebes scheint noch weiter distal neben der Milz im Mesenterium sich zu erstrecken.

Die Vena portae verläuft im dorsalen Mesenterium. Sie beginnt am Enddarm, dem sie aufliegt, wendet sich darauf zur Milz und verläuft an deren rechter Seite bis zum distalen Ende des Vorderdarmes. Dort verlässt sie die Milz, um dem Vorderdarm entlang ihren Lauf fortzusetzen.

Ein Menobranchus lateralis, dessen Milz ich präparierte, war gleichfalls in Spiritus konserviert. Er war 26 cm lang und seine Darmlänge betrug 15 cm, wovon auf den Vorderdarm 7 cm kamen. Wir finden hier eine deutliche Magenanschwellung, die sich distal verjüngt und an welche sich der Mitteldarm anschliesst. Derselbe ist mehrfach gewunden (Fig. 19) in einer Ausdehnung von 4 cm. Auf ihn folgt der Enddarm, der an seinem proximalen Ende stärker erweitert ist. Die Milz hat hier eine viel geringere Ausdehnung als bei Siren. Sie ist nur 2,5 cm lang und liegt an der linken Seite des dorsalen Mesenteriums, durch eine Mesenterialfalte an ihn befestigt. Die Vena portae, deren Wurzeln aus dem Enddarm und Mitteldarm stammen, erreicht nicht die Milz. Sie geht am Anfang des Mitteldarmes auf die rechte Seite des Magens und dringt in die Leber ein. Am medialen Rande der Milz sieht man ein Gefäss verlaufen, das distal zur Vena portae geht und offenbar die Vena lienalis ist. Das Pankreas des Menobranchus zeichnet sich durch Ausbildung von mehreren Lappen aus, die sich nach verschiedenen Richtungen erstrecken. Einer von diesen Lappen erstreckt sich an der Vena lienalis in der Richtung zur Milz hin und zieht bis in ihre Nähe. Es erreicht jedoch ihr

Fig. 12



Fig. 14.

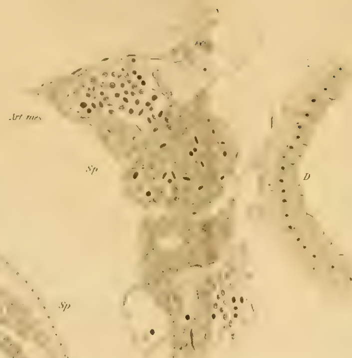


Fig. 16

Fig. 15



Fig. 17



Fig. 19

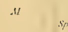


Fig. 20.



Fig. 18.

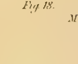


Fig. 13



distales Ende nicht, sondern hört in kurzer Entfernung von ihm in der Mesenterialplatte auf.

An die Lagerungsverhältnisse der Milz bei Menobranchus schliessen sich die von Triton taeniatus (Fig. 15) an. Bei einem 11 cm langen Exemplar betrug die Darmlänge 7 cm. Der Vorderdarm mit der Magenanschwellung war 2 cm lang, die Entfernung von dem Beginn der Duodenalschlinge bis zum Beginn des Enddarmes 2 cm und der Enddarm 1 cm lang. Die Milz befindet sich hier an der distalen Hälfte der Magenanschwellung links am dorsalen Mesenterium. Sie ist ein in der Mitte verbreitertes, an ihren Enden zugespitztes Organ. Die Breite beträgt 0,4 cm, die Länge 1,7 cm. Mit der Vena portae steht sie in keiner direkten Beziehung. Es verläuft aber eine Vena gastro-lienalis im Mesenterium zwischen der Milz und dem Vorderdarm zur Vena portae, die auch Zuflüsse von der Milz empfängt. Das Pankreas ist ungemein dünn, liegt in der Gastroduodenalschlinge und erstreckt sich bis zur Leber. Man findet es auch in der Nachbarschaft der Milz.

Siredon pisciformis zeigt ein ähnliches Verhalten bezüglich der Topographie der Organe. Nur liegt die Milz weiter oralwärts als beim Triton.

Im Gegensatz zu diesen Verhältnissen bei den Urodelen befindet sich die Milz der Anuren als ein rundlich ovales Gebilde in der Höhe des beginnenden Enddarmes z. B. bei Rana temporaria (Fig. 20). Durch eine besondere Mesenterialfalte ist sie an das Ende des Mitteldarmes befestigt, unmittelbar in der Nähe des Enddarmes. In ihrer Nachbarschaft nimmt die Vena portae ihren Ursprung und empfängt von ihr eine Vena lienalis. Der Längsdurchmesser (6 mm) der Ranamilz übertrifft nur um ein Geringes den Querdurchmesser (5 mm); der Dickdarmdurchmesser beträgt bei dem erwachsenen Tier 3—4 mm. Das Pankreas ist ein dünnes membranartiges, langgestrecktes Gebilde, welches eine gelappte Form hat und in der Schlinge

zwischen Magen und Duodenum liegt. Der längste der Lappen erstreckt sich bis zur Pars pylorica des Magens in der Richtung zur Milz hin, während das Vorderende zu der Gallenblase hin sich zu einem zungenförmigen Fortsatz verlängert und an die Unterfläche der Leber befestigt ist. Die Leber besteht aus mehreren (3—4) Lappen und nimmt die ganze obere Bauchgegend und einen Teil der Bauchhöhle ein.

Bei einem Pelobates fuscus von 4,2 cm Länge sind Vorder-, Mittel- und Enddarm deutlich von einander abgesetzt (Fig. 17). Der Magen liegt quer zur Längsachse des Tieres; seine Länge nimmt, bedeckt zum Teil von der dreilappigen Leber, die ganze Breite der Leibeshöhle ein. An den mehrfach gewundenen Mitteldarm schliesst sich der Enddarm an, welcher sich in gerader Richtung dorsal vom Magen in der Höhe seiner kleinen Kurvatur bis zum After erstreckt und 1,8 cm lang ist. Die Milz ist ein kleines nahezu kugelrundes Körperchen, dessen Durchmesser etwas mehr als 1 mm beträgt. Sie befindet sich im dorsalen Mesenterium des Enddarmes etwa in der Mitte seiner ganzen Länge, in einer nach links offenen Tasche des Mesenteriums. Die Vena portae zieht dicht an ihr vorbei und empfängt von ihr einen Ast. Das Pankreas ist membranartig dünn, ähnlich wie bei Rana. Es liegt in der Schlinge zwischen Magen und Duodenum.

Diese in Kürze wiedergegebenen wesentlichen Befunde decken sich mit den von Klaatsch angeführten. Fassen wir sie zusammen, so ergiebt sich folgendes:

Bei Siren ist die Milz ungemein lang und schmal; sie erstreckt sich durch den grössten Teil der Leibeshöhle. Das Pankreas steht mit ihrem mittleren Teil in Verbindung und begleitet sie eine Strecke. — Kürzer und breiter ist die Milz bei Menobranchus, Siredon und Triton. Bei allen dreien liegt sie an der linken Seite des Magens, bei den beiden ersteren

mehr proximal, beim letzteren mehr distal. Das Pankreas sendet bis in die Milz einen Lappen. Bei den Anuren, Rana und Pelobates befindet sich die Milz im Bereich des Enddarmes. Sie liegt hier der Vena portae dicht an, eine kurze Vene zu ihr entsendend. Vom Pankreas sieht man einen Lappen bis in die Pylorusgegend in der Richtung zur Milz sich erstrecken. In dieser Lagebeziehung stimmt die Anurenmilz vollständig überein mit dem distalen Teile der Milz von Siren und unterscheidet sich von dem gleichen Organe der Urodelen, bei welchen die Beziehungen zum Stamm der Vena portae aufgegeben sind.

Wir sehen hieraus, dass die sehr verschiedenartigen Befunde bezüglich der Lage und Ausdehnung der Milz der Amphibien sich als Endzustände verschiedener Entwickelungsrichtungen ergeben, welche von einem gemeinsamen Urzustande ausgehen. Dieser ist erhalten bei Siren. Dort erscheint die Milz als ein fast den ganzen Darmkanal begleitendes Organ, welches zu Vorder- und Mitteldarm überall die gleiche Lagebeziehung aufweist. Dieser primäre Zustand hat nun eine Reduktion erfahren (Klaatsch). Bei den Urodelen (Menobranchus, Triton, Siredon) ist der distale Teil verschwunden, der proximale dagegen erhalten; bei den Anuren ist umgekehrt der proximale verschwunden und der distale ist erhalten geblieben. Auch die Beziehungen der Milz zu der Vena portae und den Arterien sprechen für eine solche Annahme. Bei Siren verlief mit dem distalen Abschnitt der Milz die Vena portae, am proximalen trennte sie sich von ihr. Bei den übrigen Urodelen liegt auch in der That die Milz weit von der Vena portae und erhält von ihr einen längeren Zufluss, während bei den Anuren die Milz dicht bei der Vena portae sich befindet und ein kurzes Gefäss in sie ergiesst. Ähnlich verhält es sich (Klaatsch) mit den Arterien. Die Plicae gastro-lienalis und recto-lienalis, welche von dem vordern und hintern Ende der Milz ausgehen, deuten die Richtung an, in welcher die Rückbildung der Milz erfolgte. Vielfach

findet sich als Dokument dieses Vorganges teilweise Abschnürung von Teilen der Milzsubstanz (Nebenmilzen).

Hieraus erklärt sich in ungezwungener Weise die anscheinend unvereinbare Abweichung in der Lage der Milz bei Urodelen und Anuren.

Diese Thatsachen, wie bekanntlich viele andere, weisen darauf hin, dass Anuren phylogenetisch jünger als die Urodelen sind. Die Art und Weise ihrer Entwickelung ist gegenüber der ursprünglichen in vielfacher Beziehung abgeändert. Diese Abänderungen sind „cänogenetisch erworben“ und bestehen in einer erheblichen Abkürzung der Entwickelung bei den Anuren. Daher darf es uns nicht wundern, wenn wir bezüglich der Milzentwickelung ein ganz anderes Verhalten bei Rana angetroffen haben als bei Siredon und Triton.

Ein weiterer Schluss, den wir aus unserer Betrachtung ziehen dürfen, ist der, dass die Milz der Amphibien überhaupt ein in Reduktion begriffenes Organ ist. Ursprünglich hat sie eine Ausdehnung über den ganzen Magen-Darmkanal gehabt, jetzt finden wir sie auf bestimmte Stellen beschränkt.

Das Verhalten des Pankreas zur Milz bei den genannten Amphibien weist auf eine innige Beziehung beider Organe hin. Das Pankreas der Siren erstreckte sich bis an die Milz und begleitete sie eine Strecke weit. Beim Triton ist ein Zusammenhang noch bei älteren Larven — von 220 mm — ersichtlich; bei Siredon wird er allerdings aufgegeben, ist aber vorhanden in frühen Entwickelungsstadien. Bei Menobranchus sieht man einen Zipfel des Pankreas bis in die Nähe der Milz heranziehen; desgleichen findet man bei Rana einen langen Lappen bis zur Pylorusgegend in der Richtung zur Milz sich erstrecken (Fig. 16). Auf weitere Angaben ähnlicher Verhältnisse bei anderen Tierklassen, die ich in der Litteratur gefunden habe, komme ich noch später in der Schlussbetrachtung zurück.

3. Vögel.

Passer domesticus.

Ich gebe zuerst die Beschreibung eines älteren Stadiums, wie ich es auch im ersten Abschnitt (Amphibien) gethan habe. Die Stundenzahl der Bebrütung kann ich für dieses Stadium von Passer domesticus nicht angeben, da ich fast ausschliesslich schon im Nest angebrütete Eier erhielt. Bei durchscheinendem Sonnenlicht konnte man durch die dünnen Schalen genau feststellen, ob eine Bebrütung erfolgt war, oder nicht. War das nicht der Fall, dann wurden die Eier in den Brütofen gelegt.

Ich vergleiche daher die Stadien der Entwickelung mit denjenigen, die M. Duval in seinem Atlas d'Embryologie für das Hühnchen in sehr guten Abbildungen giebt. Zu beachten ist, dass die Bebrütungszeit für das Hühnchen 20—21 Tage beträgt, während Passer domesticus schon nach 13—14 Tagen ausschlüpft, mithin die Entwickelung beim letzteren viel schneller vor sich geht. Das Stadium, das wir hier betrachten wollen, entspricht nahezu der Abbildung No. 150 in Duvals Atlas d'Embryologie (Hühnchen am 7. Tage der Bebrütung). Ich schätze das Alter dieses Passer domesticus auf 110 Stunden, etwa zweite Hälfte des 5. Tages. Es ist eine lückenlose Serie durch den mittleren Körperteil, beginnend in der Höhe der Lungen bis zur Mitte der hinteren Extremitäten (Serie I).

Die Nacken—Steisslänge betrug am fixierten und gehärteten Objekt 7,3 mm, der grösste dorso-ventrale Durchmesser 3,5 mm. Länge der Vorderextremitäten 2,7 mm, die der hinteren 3,0 mm. Am Darmtraktus ist der Muskelmagen deutlich abgesetzt; an ihn schliesst sich das bereits gekrümmte Duodenum und der übrige Darm an. Der Ösophagus ist ein gerade gestrecktes Rohr, das in der Mittellinie des Körpers, zwischen den beiden Lungen im dorsalen Teil der Leibeshöhle liegt. Es ist in einem von der dorsalen Wand der letzteren herabreichenden Mesenterium be-

festigt. Allmählich rückt es, mit der beginnenden Erweiterung zum Drüsen- und Muskel-Magen aus der Mittellinie nach links bis schliesslich der Magen die ganze linke Hälfte der Leibeshöhle einnimmt, während die rechte Leibeshöhle von dem rechten umfangreicheren Leberlappen erfüllt wird. Zwischen dem Magen und der Leber liegen das Pankreas und die Milz. Durch die laterale Verlagerung des Magens aus der ursprünglichen medianen Lage erleidet auch das Mesenterium (resp. Mesogastrium) eine Verschiebung. Es macht, indem es dem Magen folgt, eine Biegung nach links, die im nahezu rechten Winkel von dem Mesenterium der dorsalen Mittellinie der Leibeshöhle zur dorsalen Magenwand abgeht. An dem Winkel in der Fortsetzung des dorsalen Mesenteriums verläuft ein Gefäss (Arteria coeliaca), das weiter vorn aus der Aorta entspringt und dort, wo das Duodenum an den Magen sich anschliesst, auf die Magenwand übergeht. Das Duodenum geht von der rechten Seite des Magens ab und beschreibt, während es nur um ein Geringes distal verläuft, einen der ventralen Leibeswand parallelen Bogen, der an der rechten Seite in der Nähe der Nierenanlage plötzlich distal umbiegt. Etwa in der Mitte dieser leichten Krümmung nimmt er einen Lebergang auf und zugleich mit diesem zwei Gänge der ventralen Pankreasanlagen.

Die Pankreasanlagen, ventrale und dorsale, sind bereits da, sie liegen dicht um die Vena omphalo-mesenterica herum und sind mit einander noch nicht verschmolzen. Drei Schnitte in dieser Serie weiter zum Magen hin, mündet in das Duodenum der Gang der dorsalen Pankreasanlage. Die letztere liegt der inneren Peripherie der Vena omphalo-mesenterica an; ein Teil der Anlage erstreckt sich distal in die Leibeshöhle und hört in der Höhe des Magengrundes auf, während ein anderes proximal und dorsal im Bogen der Vena omphalo-mesenterica herum gelegen ist. Die Pankreasanlagen liegen der Vena omphalo-mesen-

terica so dicht an, dass sie stellenweise ihre Wandung zu berühren scheinen.

Die Milzanlage finden wir im dorsalen Mesenterium. Ihr proximales Ende erkennt man als eine kleine Gewebsverdichtung an der linken Seite des dorsalen Mesenteriums links neben der Mittellinie des Körpers, ventral von der Aorta (Fig. 21). Sie fällt durch ihre intensive Färbung (Karmin) auf und liegt in der Höhe des distalen Endes der Lungen, dorsal von der Insertionsstelle des Mesogastriums an das Mesenterium, die in einem nahezu rechten Winkel aufeinanderstossen. Vom Beginn der Magenerweiterung ist sie 0,4 mm entfernt. Somit hat sie den Ort ihrer definitiven Lage noch nicht erreicht. Am erwachsenen Tier liegt sie nämlich als ein längliches Gebilde der rechten Seite des Drüsenmagens an, zwischen diesem und der hinteren Wand des dorsalen Leberlappens.

Auf dem nächsten Schnitt hat die Milz einen grösseren Umfang, ist ganz rund und ragt mit einem Teil ihrer Peripherie über die linke Fläche des Mesenteriums hinaus, während sie mit ihrem grösseren Teil darin liegt und, wie man auf den weiteren Schnitten verfolgen kann, allmählich dessen ganze Dicke, die 0,07 mm beträgt, einnimmt. Weiter gegen das distale Ende hin rückt die Milzanlage aus dem Mesenterium heraus, während dieses an Dicke abnimmt und schliesslich zu einer 0,01 mm dicken Lamelle wird, die genau in der dorsalen Mittellinie des Körpers hängt. Ebenso dünn ist auch das Mesogastrium, das nun in einem etwas spitzen Winkel zu ihr stösst. Gerade in diesem Winkel, an beide Lamellen befest igt, findet man die Milzanlage. In dieser Lage kann man sie über 34 Schnitte verfolgen, d. h. in einer Ausdehnung von 0,5 mm. Zugleich entfernt sie sich aus ihrer anfänglich nahe der dorsalen Leibeswand befindlichen Lage immer mehr von dieser und nähert sich der Leibeshöhlenmitte. Die runde Gestalt der Milzanlage geht allmählich in eine auf dem Querschnitt dreieckige Zellenmasse über, die mit ihrer breiten

Basis derjenigen Gewebsmasse aufliegt, welche die Vena omphalo-mesenterica umgiebt und die Pankreasanlagen enthält. Es ist die dorsale Pankreasanlage, die mit ihrem dorsalen proximalen Ende an die Basis der Milzanlage herangeht und diese berührt (Fig. 22). Beide Anlagen liegen dicht an einander und sind von gleichen Gewebsmasen umgeben. Sie lassen sich von einander nur dadurch unterscheiden, dass die Pankreas-anlage drüsige Elemente enthält, die vom Duodenum stammen und auf dem Querschnitt als Schläuche sich repräsentieren, während an der Milzanlage solche fehlen. Hier haben wir nur eine stärkere Anhäufung von Zellen, die als ein länglicher Wulst in die dorsale Leibeshöhle prominiert.

Ferner untersuchte ich die Milz an einem noch älteren Passer domesticus-Embryo; er war ca. 10 Tage alt, stand also kurz vor dem Ausschlüpfen. Er wurde makroskopisch präpariert. Drüsen- und Muskel-Magen sind deutlich von einander durch eine Ringfurche getrennt, dicht bei ihrer Übergangsstelle geht von der rechten Seite des Muskel-Magens das Duodenum ab, das bereits seine typische Schlinge aufweist, welche das Pankreas zwischen sich fasst. Die Milz findet man hier rechts von der dorsalen Mittellinie als ein längliches 3,5 mm langes Körperchen, an welchem man zwei Abschnitte erkennt, einen grösseren (2,7 mm langen) proximalen, und einen distalen, kleineren (0,8 mm). Sie befindet sich in dem Winkel, den der Drüsen-Magen mit dem vom Muskelmagen abgehenden Duodenum bildet, an der rechten Seite des Muskelmagens. Ihr grösserer Teil liegt dem Drüsenmagen dicht an und zwar so, dass das proximale Ende zugleich dorsal gerichtet ist, während das distale ventral sieht. Der kleine Abschnitt der Milz liegt dagegen dem Anfangsstück des Duodenum und dem Muskelmagen auf. Mit ihrer proximalen ventralen Seite grenzt sie an den rechten Leberlappen. Ein Zusammenhang mit dem Pankreas ist nicht nachzuweisen, die Milz ist vollständig isoliert. Das Verhalten der Milz in diesem Stadium

entspricht dem am erwachsenen Tier und bietet für uns insofern ein Interesse, als die Milz nicht mehr im Zusammenhang mit dem Pankreas steht, sich bereits von ihm entfernt hat, mehr proximal liegt und eine längliche Gestalt besitzt. Nichts deutet darauf hin, dass sie mit dem Pankreas in naher Verbindung gewesen ist, wie wir das im vorhergehenden Stadium gesehen haben.

Gehen wir nun rückwärts weiter, um so auf die erste Anlage der Milz zu kommen, so haben wir uns zunächst an einem Stadium, das ein jüngeres ist als das zuerst geschilderte, zu orientieren. Als Wegweiser zur Milzanlage dient uns die dorsale Pankreasanlage. Wir haben an dem zuerst beschriebenen Exemplar gefunden, dass sich die Milzanlage an die letztere anschliesst. Das Exemplar von Passer domesticus, von dem ich diese Serie anfertigte, entspricht einem Hühnchen zwischen der 140.—144. Stunde der Bebrütung und den Abbildungen im Duvalschen Atlas Nr. 140 und 144. Die Erweiterung des Darmrohres zum Magen ist bereits erkennbar; das Duodenum schliesst sich an seine rechte Seite an und verläuft mit einer leichten ventral gerichteten Krümmung gegen die Wand der Leibeshöhle, so wie das im ersten Stadium oben beschrieben ist. Die Pankreasanlagen sind auch vorhanden. Ein Teil der dorsalen Pankreasanlage zieht an der medialen Seite der Vena omphalo-mesenterica dorsalwärts. Verfolgt man nun die Gewebsmasse, die sich an die dorsale Pankreasanlage anschliesst und in der man die Milzanlage zu suchen hat, so findet man Folgendes. Entsprechend dem jüngeren Stadium ist die Milzanlage nicht so gross und nicht so deutlich zu erkennen wie an dem zuerst beschriebenen. Man sieht in der Höhe des distalen Endes der Lunge an der Übergangsstelle des dorsalen Mesogastrium in das Mesenterium in dem ersteren eine kleine Hervorragung, deren Konvexität dorsal gerichtet ist. Das Mesenterialepithel geht über sie unverändert hinweg. An die Konvexität — die Milzanlage — schliesst sich ventral eine Gewebsmasse an, die bis zu einem Gefäss reicht, das aus der Magen-

wand durch das Mesogastrium zur Vena omphalo-mesenterica zieht und sich in sie ergiesst. Die Prominenz erstreckt sich auf der Serie über 30 Schnitte. An ihrem Beginne (proximal) lässt sie sich von dem sie umgebenden mesenterialen Gewebe nicht unterscheiden. Weiter distal treten ihre Grenzen gegen die Umgebung etwas deutlicher hervor, so dass man sie bei starker Vergrösserung von dem umgebenden Gewebe durch die besondere Anordnung ihrer Elemente unterscheiden kann.

Ein Querschnitt durch die Milzanlage hat eine kreisförmige Gestalt. Die Milz ist zum grössten Teil von dem sie umgebenden Gewebe dicht umschlossen und ragt nur mit einem kleinen Teil ihrer Peripherie über den Mesenterialrand hinaus in die Peritonealhöhle. An ihrer ventralen Seite sieht man das aus der Magenwand zur Vena omphalo-mesenterica verlaufende Gefäss, das bereits ein grosses Lumen besitzt. Dort, wo dieses sich in die Vena omphalo-mesenterica ergossen hat, grenzt die runde Milzanlage auch an die Vena omphalo-mesenterica. Fünf Schnitte weiter treten an ihrer ventralen Fläche Elemente der dorsalen Pankreasanlage auf. Noch weiter distal, geht das Gewebe der Milzanlage auf die mediale Seite der dorsalen Pankreasanlage über und es ist kein Unterschied, auch keine Grenze zwischen den Zellen der Milzanlage und dem Gewebe, welches den endothelialen Teil der letzteren einschliesst, zu erkennen. Die endothelialen Elemente der Pankreasanlage unterscheiden sich von der Umgebung durch ihre Anordnung und Grösse. Sie bestehen aus Cylinderzellen, und stellen Querschnitte von mehrfach gewundenen Schläuchen dar, die bis an die Milzanlage reichen. Im Präparat fallen diese Elemente dadurch auf, dass sie sich intensiver gefärbt haben.

Ich habe dann versucht, noch jüngere Stadien der Milzanlage aufzufinden. Eines der jüngsten Stadien von Passer domesticus, dessen Alter ich in Stunden angeben kann, ist 70 Stunden alt (Serie XVII). Der Magendarmtraktus weist noch

keine ausgeprägten Krümmungen auf, er ist ein nahezu geradgestrecktes Rohr ohne Magendifferenzierung. Ein Mesenterium schliesst ihn mit seinen Anhangsgebilden ein. Die Leber ist noch wenig entwickelt; sie nimmt nur einen geringen Teil der Leibeshöhle ein. Man unterscheidet an ihr einen grösseren rechten und einen kleinen linken Lappen. Am Darm findet man die Pankreasanlagen, die eben erst aufgetreten sind. Die dorsale ist die grösste und ist eine einfache Ausstülpung der dorsalen Darmwand in das Mesenterialgewebe hinein an der linken Seite der Vena omphalo-mesenterica. Auf demselben Querschnitt sieht man die eine ventrale Pankreasanlage eben auftreten, während vier Schnitte weiter die andere gegen die ventrale rechte Seite der Vena omphalo-mesenterica gerichtet ist.

Eine Milzanlage, wie wir sie im vorigen Stadium kennen gelernt haben, trifft man hier nicht an. Das ganze Mesenterialgewebe, das den Darm mit seinen Anhangsgebilden und der Vena omphalo-mesenterica umschliesst, besteht aus sternförmigen Zellen, die mit einander anastomosieren. Es ist ein retikuläres Gewebe, von einem Epithel umgeben, welches in seiner ganzen Ausdehnung nicht gleichartig ist. An der linken Seite des Mesenteriums besteht es aus cylindrischen Zellen, die besonders in dem dorsalen Abschnitt deutlich erkennbar sind. Ventralwärts flacht es sich ab, ist stellenweise von dem darunterliegenden Gewebe kaum zu unterscheiden und gleicht weiterhin auf der rechten Seite dem niedrigen Epithel, welches die ganze Leibeshöhle auskleidet. An der dorsalen linken Seite der Mesenterialmasse ragt das Epithel etwas hervor und das unter dieser Hervorragung befindliche Gewebe zeigt eine stärkere Anhäufung von den bereits genannten sternförmigen Zellen, aus denen das ganze Mesenterium besteht. Von der Umgebung unterscheidet sich diese Verdichtung besonders dadurch, dass erstere hier eine viel grobmaschigere Struktur hat. Die dorsale Pankreasanlage reicht nicht bis an die Zellenanhäufung heran. In der Nachbar-

schaft dieser Hervorragung weiter kranialwärts findet man unregelmässige grössere und kleinere Lücken, die vielfach mit einander anastomosieren und sich in die Vena omphalo-mesenterica öffnen. Sie haben ein deutliches Endothel und sind Bluträume. Es fragt sich nun, haben wir diese Gewebsverdichtung hier als eine beginnende Milzanlage aufzufassen oder nicht? Um das zu entscheiden müssen wir dieselbe sowohl bei einem jüngeren als auch bei einem älteren Stadium untersuchen.

An einem um wenige Stunden jüngeren Exemplar von Passer domesticus (65 Stunden bebrütet) (Serie XVIII), besteht die Mesenterialmasse aus einem verhältnismässig grobmaschigen retikulären Gewebe. Die Leber steht im Anfangsstadium ihrer Entwickelung, desgleichen die Pankreasanlagen. Die beiden ventralen sind als beginnende Ausbuchtungen der Darmwand nur angedeutet, während die dorsale bereits als eine 0,14 mm lange Ausstülpung derselben sich dorsalwärts ins Mesenterialgewebe hinein erstreckt. Letzteres ist in der Umgebung des Darmkanals ein wenig stärker verdichtet, während es im übrigen seine Zusammensetzung aus sternförmigen Elementen aufweist. In der Fortsetzung der dorsalen Pankreasausstülpung findet man unter dem hohen Mesenterialepithel k e i n e A n h ä u f u n g von Elementen, wie sie bei älteren Stadien zu sehen ist. Mithin haben wir hier k e i n e Milzanlage.

Ein älteres Stadium ist ein Passer domesticus von 72 Stunden (Serie XVI). Die Leber- und Pankreasanlagen sind grösser geworden. Besonders ist es die dorsale Pankreasanlage, die als eine recht weite Ausstülpung des Duodenums auffällt. Das Mesenterialgewebe ist dichter geworden, sein ursprünglich retikulärer Charakter nicht mehr so deutlich zu erkennen. Untersucht man die Gegend der dorsalen Pankreasausstülpung, so findet man dort ein gleichmässig verdichtetes Gewebe mit rundlichen Zellkernen und deutlichen Kernkörperchen. Durchsetzt wird es von venösen Räumen, die mit der Vena omphalo-mesenterica kommunizieren

und die dorsale Pankreasanlage umgeben. Letztere scheint in das Gefäss sich vorgeschoben zu haben. Zwischen der Vena omphalo-mesenterica und dem linken Mesenterialepithel einerseits, dem dorsalen Ende der dorsalen Pankreasausstülpung und der Übergangsstelle des Mesenterialkomplexes in das Mesenterium andererseits sieht man auf einigen Querschnitten eine Zellenanhäufung, die das Mesenterialepithel ein wenig nach links und dorsal vorgebuchtet hat. Es lässt sich jedoch keine bestimmte Differenzierung in ihr erkennen, die mit Sicherheit auf eine Anlage der Milz schliessen lassen könnte. Ähnliches findet man auch auf der folgenden Serie, die von einem Passer domesticus zwischen 80—90 Stunden (Serie XV) angefertigt ist. Doch ist hier eine Differenzierung bereits deutlicher sichtbar, als auf dem vorigen Stadium. *Wir dürfen daher die geschilderten Gewebsverdichtungen als allerjüngste Milzanlage auffassen.* Die junge Milz selbst tritt uns entgegen als ein von dem umgebenden Gewebe deutlich abgegrenztes Gebilde an einem Passer domesticus von 94 Stunden (Serie XIV). Sie ist 0,2 mm lang und nimmt die ganze Dicke des Mesogastriums an seiner Insertionsstelle am Mesenterium ein. Am proximalen Ende der Anlage beträgt sie 0,08 mm, kaudalwärts nimmt sie an Dicke zu und erreicht an der Stelle, wo sie in die Mesenterialmasse übergeht 0,1 mm. Die Pankreasanlagen sind weiter differenziert; ihre Ausführungsgänge münden auf zwei aufeinanderfolgenden Schnitten (jeder Schnitt 10 μ dick) ins Duodenum (Serie XIV, R. XI, Schn. 1, 2).

Die Milzanlage tritt beim Passer domesticus in der Mesenterialmasse, welche den Magendarm und dessen Anhangsorgane einschliesst, dicht am dorsalen Ende der dorsalen Pankreasanlage auf, zu einer Zeit, wo letztere ihr Aussehen als eine einfache Ausstülpung des Duodenums durch weitere Wachstumsvorgänge bereits verloren hat, jedoch noch selbständig, d. h. noch nicht mit den ventralen verschmolzen

ist. Bei Passer domesticus sieht man das zwischen der 80. und 94. Stunde der Bebrütung.

Vom dorsalwärts gerichteten Ende des dorsalen pankreatischen Ganges werden durch intensivere Wachstumsvorgänge Zellenkomplexe in das mesenchymatöse Gewebe hineingeschoben. Aus diesen gehen in späteren Stadien die Alveolen hervor. Der Vorgang beginnt früh, schon am Passer domesticus von 65 Stunden. Man sieht ihn desgleichen an dem Stadium von 72 Stunden und den ältern. Einzelne dieser Zellenkomplexe findet man in der Gegend der späteren Milzanlage. Mit zunehmendem Alter vermehrt sich die Zahl der aus dem Entoderm stammenden cellulären Gebilde. In dem Stadium, wo am Passer domesticus eine Milzanlage deutlich ist, erstreckt sich das Gewebe der letzteren bis an die dorsale Pankreasanlage. Durch die grösseren rundlichen Zellkerne und durch dichtere Anhäufung der Elemente unterscheidet sich das Gewebe der entodermatischen Pankreasanlagen von dem um die Vena omphalo-mesenterica herum gelegenen Mesenchym; letzteres hat sein charakterisches Reticulum. Im weiteren Verlauf werden nun, wie mir scheint, entodermale Zellenkomplexe vom Mesenchym umwachsen und dadurch von einander getrennt. Erstere verlieren dabei ihre ursprüngliche Form und ihr Aussehen und sind dann vom Mesenchym schwer zu unterscheiden; nur eine von der Umgebung ein wenig abweichende Anordnung ihrer Elemente deutet auf sie hin. Eine dieser ganz ähnliche Anordnung sieht man in diesem Stadium auch in der Milzanlage, welche distal in die dorsale Pankreasanlage aufgeht.

Ich halte diese zelligen Anhäufungen in der Milzanlage, welche sich von ihrem übrigen Gewebe in der Anordnung der Elemente unterscheiden, für Abkömmlinge der ursprünglich aus dem dorsalen pankreatischen Gang stammenden Zellenkomplexe entodermalen Ursprungs. Von ihrem Mutterboden wur-

den sie durch das Mesenchym, welches zwischen sie hineinwucherte, getrennt[1]), durch weitere Wachstumsvorgänge fortgerückt und in die Milzanlage aufgenommen. Dabei büssten sie ihren Charakter als epitheliale Gebilde ein, sie erlitten inmitten der mesenchymatösen Elemente eine Umänderung, welche ihre ursprüngliche Herkunft nicht ohne weiteres erkennen lässt. Es ist dieses also ein Vorgang, den man nach v. Kupffer als „Splenisierung" bezeichnen könnte. Dieser Vorgang steht nicht vereinzelt da. Wir finden z. B. an der Thymusdrüse etwas Ähnliches: das Eindringen des Mesenchyms in die Substanz der Thymus, wodurch die Drüse ihren ursprünglichen epithelialen Charakter verliert.

Die Milzanlage des Passer domesticus enthält somit nach meiner Ansicht neben mesenchymatösen Elementen auch entodermale, die aus der dorsalen Pankreasanlage stammen. Es liegt nun nahe zu vermuten, dass auch die erste Milzanlage, die ich als eine Gewebsverdichtung im Mesenterialgewebe geschildert habe, durch Vorschiebung und vielleicht Auswanderung entodermaler Elemente der dorsalen Pankreasanlage entstünde, also Maurers Hypothese auch hier zu verwerten. Ich habe aber keine Beobachtungen zur Stütze dieser Ansicht vorzubringen und muss die Entscheidung weiteren Untersuchungen überlassen.

Columba domestica.

Bezüglich der Lagerung der Organe bei Columba domestica findet man die gleichen Verhältnisse wie beim Passer domesticus.

Die Serie, welche ich zunächst schildere, entstammt einer Columba von 124 Stunden. (Serie VII). Das Stadium entspricht nahezu dem vom Passer domesticus, den ich zuerst beschrieben und dessen Alter ich auf die zweite Hälfte des 5. Tages ge-

1) Anmerkung. Es liegt doch wohl die Möglichkeit vor, dass diese Komplexe im Zusammenhang mit dem Mutterboden (Pankreas) stehen und bleiben, wie es Tomarkin für die Follikel und Krypten im Darm nachwies (Anat. Anz. 8. Bd., pag. 202). Hier sind noch weitere Untersuchungen nötig.
Barfurth.

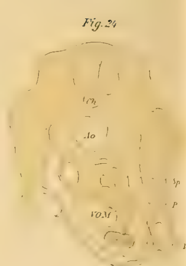
schätzt habe. Der Magen-Darmkanal und seine Anhangsorgane (Leber, Pankreas) mit der Vena omphalo-mesenterica weisen dieselben Lagerungsverhältnisse auf, weswegen ich auf dieselben hier nicht weiter eingehe und gleich das uns hier interessierende Organ beschreibe.

Die Milz findet sich links vom dorsalen Mesenterium, dorsal von der Ansatzstelle des dünnen Mesogastriums in dem Winkel, den beide mit einander bilden. Sie ist an ihrer rechten Seite mit dem Mesenterium, an einem Teil ihrer ventralen mit dem Mesogastrium verwachsen, während sie im übrigen schon frei liegt. Sie lässt sich über 40 Schnitte verfolgen, ist also 0,4 mm lang. Auf dem Querschnitt erscheint sie dorso-ventral abgeplattet, länglich-rund, ihr Höhendurchmesser beträgt 0,10 mm, ihre Breite 0,17 mm. Kranialwärts erstreckt sie sich bis zur Höhe der Abgangsstelle des Duodenum vom Magen, kaudalwärts geht sie in die Mesenterialmasse auf, welche rechts vom Magen die Vena omphalo-mesenterica und die Pankreasanlage mit dem Duodenum umschliesst. Die dorsale Pankreasanlage, die bereits an die ventrale heranreicht und die halbe ventrale und linke Peripherie der Vena omphalo-mesenterica umgiebt, erstreckt sich bis zur Milzanlage.

In der Milz liegen die Elemente dicht beisammen im Gegensatz zum Mesenterium. Lücken mit Blutkörperchen, die auf dem Querschnitt in der Mehrzahl anzutreffen sind und die bis zur Vena omphalo-mesenterica sich verfolgen lassen, durchsetzen das Milzgewebe. Mitosen lassen auf rege Wachstumsvorgänge in ihr schliessen.

Das jüngste Stadium, bei welchem wir eine Milzanlage antreffen, ist eine Columba von 96 Stunden (Serie X). Der Magen liegt in der Mesenterialmasse; er hat sich noch nicht von ihr getrennt wie im vorigen Stadium. Die Leber ist unilobulär (der linke Lappen ist eben erst in Bildung begriffen). Von den Pankreasanlagen sind die ventralen als einfache Ausstülpungen



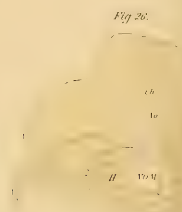


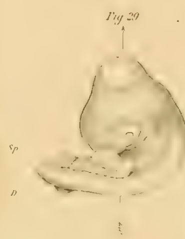






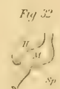


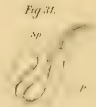












J. Witt del. Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig

kenntlich, während die dorsale bereits weitere Differenzierungen aufweist.

Die Milzanlage ist im Mesenterium, an dessen Ansatzstelle am dorsalen Mesenterium zu finden. Zum Teil liegt sie im Gewebe des ersteren, zum Teil ragt sie als ein kleiner Wulst über sein Niveau hervor. Die ganze Anlage ist 0,2 mm lang und überragt das Mesogastrium um 0,05 mm, während ihre Breite 0,08 mm beträgt. Sie stellt in diesem Stadium eine Gewebsverdichtung vor, über welche das Pleuroperitonealepithel hinwegzieht. Gegen das dorsale Ende nimmt die Anlage an Breite zu und (Fig. 23) erstreckt sich als ein Keil, dessen Basis der Wirbelsäule zugekehrt ist, gegen das Duodenum. In dieser keilförmigen Gewebsmasse trifft man die P a n k r e a s a n l a g e an. Zuerst treten vereinzelte kleinere Zellenkomplexe auf, die weiter kaudalwärts an Grösse zunehmen und zum Teil konfluieren. Von dem Mesenchym, in welchem sie liegen, sind sie nur undeutlich abgegrenzt. Sie unterscheiden sich von ihrer Umgebung nur durch die Anordnung in besonderen Gruppen und durch die Grösse der Zellen, während die Zellkerne mit denen der benachbarten Elemente vollkommen übereinstimmen. Auf dem letzten Schnitt dieser Reihe ist das Lumen der Pankreasanlage zu sehen. Hier bemerkt man zugleich zwischen diesem und der Vena omphalomesenterica einen von der Pankreasanlage vorgeschobenen Zellenkomplex und ebenso finden sich auch links vom Ende der Pankreasanlage im mesenchymatösen Gewebe entodermale Elemente. Wir haben hier denselben Vorgang, wie ich ihn beim Passer domesticus geschildert habe, wo ich aus der Pankreasanlage die Vorläufer der Alveolen hervorgehen gesehen habe, die dicht an die Milzanlage heranreichten.

Zwei noch jüngere Stadien Columba von 84 und 72 Stunden (Serien XI und XII) interessieren uns in Bezug auf das Verhalten der dorsalen Pankreasanlage. Beim letzteren ist sie eine einfache Ausstülpung des Duodenum ins Mesenterialgewebe

hinein. Am dorsalen Ende dieser Ausstülpung bemerkt man nun Zellenkomplexe sich vorschieben nach verschiedenen Richtungen, lateral und dorsal in die Gegend der späteren Milzanlage. Es ist der gleiche Vorgang, wie er beim Passer domesticus ausführlicher beschrieben ist.

Es ist also die Milzanlage der Columba domestica an einem 96 Stunden alten Exemplar vorhanden.

Am Passer domesticus hatten wir gefunden, dass die Milzanlage aus mesenchymatösen Elementen hervorgeht, dass aber in diese auch entodermale Elemente aus der dorsalen Pankreasanlage mit hineingenommen werden. Um diesen Vorgang deutlicher zu erkennen, habe ich an einzelnen Serien eine Doppelfärbung mit Eosin-Hämatoxylin vorgenommen. Hierdurch haben sich die einzelnen Elemente intensiver gefärbt und sind besser zu erkennen. Die in das Mesenchym vorgeschobenen vom Pankreas stammenden Zellenhäufchen sieht man meist deutlich von den Mesenchymzellen sich abheben. Sie sind von letzteren umschlossen und heben sich durch intensivere Färbung ab. Es reiht sich somit auch Columba domestica dem Verhalten, wie wir es beim Passer domesticus kennen gelernt haben, an, dass nämlich die Milz ein Organ mesenchymatösen Ursprungs ist mit vereinzelten entodermalen Elementen, die aus der dorsalen Pankreasanlage abstammen.

Gallus domesticus.

Ein Hühnchen von 123 Stunden (Serie II) dessen Steissnackenlänge 6,0 mm betrug, wurde in eine Serie von 6 μ Schnittdicke zerlegt.

Alle Organe der Leibeshöhle sind bereits in ihren Anlagen da. Der Magendarmtraktus mit seinen Anhangsgebilden ist durch ein Mesenterium, welches an der dorsalen Leibeshöhlenwand ventral von der Aorta in der Mittellinie des Körpers inseriert, in der Leibeshöhle befestigt. Die Leber, die bereits durch

ihre Grösse sich auszeichnet, nimmt den vorderen Abschnitt der rechten Seite der Leibeshöhle ganz ein und hat den Magen nach links gedrängt. Die Erweiterung des Darmrohres zum Magen ist an ihrem Anfangsteil rund, gegen den Fundus hin dorsoventral abgeflacht. An der rechten Seite der Abflachung schliesst sich das Duodenum an, während der Magengrund nach 0,15 mm aufhört. Das Duodenum verläuft vom Ursprung in gerader Richtung in dem Mesenterialgewebe ventral und biegt in demselben nach 0,1 cm kaudalwärts um, und hält dann weiter diese Richtung inne. Leber und Magen sind durch einen Peritonealraum von einander getrennt. Dieser Raum wird analwärts enger und schwindet schliesslich ganz gegen das distale Ende der Leber hin, so dass die Mesenterialmasse, welche den Magen enthielt, sich nach rechts hin an die Leber direkt anschliesst. Letztere ist jedoch auf der Querschnittreihe bereits kleiner geworden und umgiebt von rechts die Vena omphalo-mesenterica. Diese liegt also zwischen dem Magen-Duodenalabschnitt und der Leber; dorsal von der Leber, rechts am Mesenterium verläuft die Vena cava inferior.

Alle drei Anlagen des Pankreas sind bereits vorhanden. Die zwei ventralen sind als kurze Ausstülpungen aus dem kranialen Lebergang hervorgesprosst. Auf einem Schnitt (3, R. VII, O. 3, S. II) sieht man den Ursprungsort beider. Gleich darauf, nach 0,06 mm, mündet der Lebergang in das Duodenum und einige Schnitte weiter findet man die dorsale Pankreasanlage. Sie ist weiter in der Entwickelung als die ventralen Anlagen und liegt im Darmgekröse dorsal von dem Duodenum an der medialen Seite der Vena omphalo-mesenterica.

Derjenige Teil der Mesenterialmasse, welcher an dem Aufbau der Milzanlage Teil nimmt, ist als ein kleiner Wulst proximal kenntlich. Man findet ihn an der dorsalen, linken Seite des dünnen Mesenteriums, welches die ganze Mesenterialmasse mit den Organen in ihr an die dorsale Leibeshöhlenwand befestigt. Der Magengrund ist auf dem 11. Querschnitt vorher

verschwunden. Von der Leber sieht man auf diesem Querschnitt nur den dünnen distalen Rand, der die rechte Seite der Vena omphalo-mesenterica einnimmt. Das Duodenum ist quergetroffen — es zieht in gerader Richtung kaudalwärts, wie man das an den folgenden Schnitten erkennt. In dem ventralen Teil der Mesenterialmasse sieht man einen Querschnitt vom Lebergang.

Auf den folgenden Schnitten nimmt der Wulst, welcher in die Milzanlage übergeht, an Höhe und Breite zu, während die übrige Gewebsmasse sich verkleinert. Der Leberrand ist nach 0,01 mm verschwunden. Es treten die Pankreasanlagen auf. Die dorsale Anlage liegt in der linken Hälfte der Mesenterialmasse, dicht an der medialen Seite der Vena omphalo-mesenterica und erstreckt sich bis an die Basis der Milzanlage. Letztere erreicht ihre grösste Höhe und Breite in der Gegend der dorsalen Pankreasanlage. Es stellt sich hier die Mesenterialmasse auf dem Querschnitt als ein Viereck mit abgerundeten Ecken dar. In ihrer Mitte befindet sich die Vena omphalo-mesenterica, ventral von dieser das Duodenum. An der linken dorsalen Ecke sitzt die Milzanlage (Fig. 24). Sie ist 1,5 mm hoch und 2,0 mm breit und hat die Gestalt eines Kegels mit abgerundeter Spitze, welche gegen die dorsale Leibeshöhlenwand gerichtet ist. Die Milzanlage ist mit cylindrischem Epithel bedeckt, das auf die linke Seite der Mesenterialmasse übergeht. Letztere schrumpft auf den folgenden Querschnitten immer mehr zusammen, die dorsale Pankreasanlage verschwindet, die Vena omphalo-mesenterica rückt an die linke Seite der Masse; die Milzanlage nimmt bald an Höhe und Breite ab und verschwindet in ihr.

Die junge Milz verhält sich hier anders, als bei Passer domesticus. Während sie dort zum grössten Teil im Mesenterialgewebe lag und sich in demselben proximal erstreckte, dabei

nur wenig aus ihm hervorragend, wächst sie beim Hühnchen als ein kegelförmiges Gebilde mit abgerundeter Spitze aus dem Mesenterialgewebe heraus, gegen die dorsale Leibeshöhlenwand. Der Ort, wo das vor sich geht, ist gekennzeichnet durch die darunter befindliche dorsale Pankreasanlage, etwas unterhalb (distal) des Magengrundes. Die Anlage ist beim Hühnchen von 123 Stunden 0,1 mm hoch.

Die Struktur der Milz in diesem Stadium weist einiges Bemerkenswerte auf. Das Gewebe ist nicht gleichartig, es zeigt hellere und dunklere Stellen, die sich durch verschiedene Färbung auszeichnen. Die dunkleren Stellen entsprechen einer dichteren Anhäufung von Gewebselementen. Zwischen ihnen findet man grössere und kleinere Räume, die mit Blut angefüllt sind. Teilweise sieht man sie mit einander kommunizieren. Zwischen der Milz- und der dorsalen Pankreasanlage ist das Gewebe von gleichartiger Struktur und weniger dicht. Es wird gleichfalls durchsetzt von den Bluträumen, welche sich bis zur genannten Pankreasanlage erstrecken und auch Teile von dieser in gleicher Weise umgeben. Einzelne von diesen Räumen öffnen sich in die Vena omphalo-mesenterica. Die dorsale Pankreasanlage ist in diesem Stadium keine einheitliche Duodenalausstülpung mehr. Diese hat nämlich nach allen Seiten hin Sprossen getrieben, die man auf den Querschnitten sieht. In einigen bemerkt man auch ein Lumen. Zwischen diesen Fortsätzen und zum Teil um sie herum liegen Bluträume. Solche Pankreastubuli kann man bis an die Milzanlage verfolgen. Die dunkleren Partien der Milzanlage und die Sprossen der Pankreasanlage zeigen auf manchen Querschnitten eine gewisse Übereinstimmung. Vergleicht man sie mit einander, so zeigen beide das gleiche Verhalten gegenüber der Umgebung; in gleicher Art werden beide stellenweise von den Gefässräumen umschlossen; ihre Elemente gleichen sich in Bezug auf die Grösse und auch darin, dass sie sich intensiver gefärbt haben. Es ist dasselbe

Verhalten, welches wir am Passer domesticus und an der Columba kennen gelernt haben.

Das Epithel, das die Milz überkleidet, ist ein cylindrisches. Es erstreckt sich links auf die Mesenterialmasse; rechts an der Basis der Anlage hört es auf, es schliesst sich an dasselbe ein niedriges an.

Das erste Auftreten der Milz beobachtete ich am Hühnchen von 115 Stunden, also in der zweiten Hälfte des fünften Tages. Sie ragt aus der Mesenterialmasse dorsal hervor und erstreckt sich zum Teil auf das Mesogastrium genau in derselben Weise wie beim jüngsten Stadium vom Passer domesticus (Fig. 25). Auch ihre Beziehungen zur dorsalen Pankreasanlage sind die gleichen. Man findet hier auch die Bildung der Divertikel, die man schon beim Hühnchen von 92 Stunden beginnen sieht und die besonders deutlich ausgesprochen auf den Serien von 100 und 108 (Serie VI und VIII) Stunden ist. Durch Doppelfärbungen suchte ich mir mehr Klarheit bezüglich des Verhaltens dieser Anlagen zu verschaffen und erlangte dabei Bilder, die vollkommen mit den bereits beschriebenen übereinstimmen. Besonders möchte ich auf die Serie von einem 100 Stunden alten Hühnchen hinweisen, bei welchem eine Milzanlage nicht vorhanden ist, Zellenkomplexe aus der Pankreasanlage jedoch an dem Orte ihres späteren Auftretens vorzufinden sind (Fig. 26).

Mithin macht das Hühnchen bezüglich der Entstehung seiner Milzanlage keine Ausnahme von den andern Vögeln. Sie geht auch hier aus dem Mesenchym hervor und enthält epitheliale Elemente, die bei der ferneren Entwickelung modifiziert werden.

Die Milzanlage erscheint beim Hühnchen in der zweiten Hälfte des fünften Tages (zwischen der 108. und der 115. Stunde der Bebrütung).

4. Zusammenfassende Besprechung.

Im wesentlichen habe ich die Resultate, welche ich aus meinen vorliegenden Untersuchungen gewonnen habe, mitgeteilt. Es bleibt nun noch übrig zu untersuchen, in wie weit sie die Entwickelung der Milz und ihre Beziehungen zum Pankreas bei anderen Tierklassen erklären, und in wie weit sie eine Einigung der verschiedenen Ansichten betreffs dieses Vorganges gestatten. Zu dem Zweck muss ich zunächst noch einmal auf das Verhalten der Milz zum Pankreas am ausgebildeten Tier eingehen.

Leydig hat bereits darauf hingewiesen, dass das Pankreas verschiedener Wirbeltiere (einiger Plagiostomen, Chimaera, Acipenser, Ringelnatter, Eidechse) der Milz unmittelbar angewachsen ist, bei Chimaera monstrosa zugleich mit der Leber. Kupffer hat an zwei Exemplaren von Acipenser ruthenus die nicht in Lappen zerfallene, sondern einheitlich zusammenhängende Milz an der Übergangsstelle des Duodenums in den Klappendarm so innig mit dem dorsalen Pankreas verbunden gefunden, dass sich äusserlich die Abgrenzung beider Organe von einander gar nicht erkennen liess. Bei Acipenser sturio waren beide Organe der Hauptmasse nach gesondert, aber ein im Mesenterium der Duodenalschlinge verlaufender Streifen vom Milzgewebe reichte bis zum dorsalen Pankreas und verband sich mit ihm. Durchschnitte durch die Verwachsungsstelle liessen indessen eine die Gewebe beider Organe trennende Bindegewebslamelle wahrnehmen. Immerhin deutet diese enge Verbindung (Kupffer) auf einen gemeinsamen, oder wenigstens auf sehr nahe gelegene Ausgangspunkte der Bildung von Milz und Pankreas hin.

Es reihen sich hier an Klaatsch' und meine an ausgebildeten Amphibien gemachten Befunde, welche bereits früher mitgeteilt sind. Dieses Verhalten bei nahezu allen Tierklassen lässt in der That auf einen genetischen Zusammenhang beider Organe schliessen. Ein

solcher ist früher bereits von Arnold, Goette, Peremeschko, Schenck und auch von Bischoff angenommen worden. Sie alle haben einen innigen Zusammenhang beider Organe in ihrer ersten Anlage beobachtet. Schenck geht sogar so weit, dass er für die Milz und das Pankreas das Bildungsmaterial aus einer Zellenmasse annimmt. Aus neueren Untersuchungen wissen wir jedoch für das Pankreas, dass es aus drei gesonderten Anlagen hervorgeht, aus einer dorsalen und zwei ventralen. Laguesse hat das für Selachier, Stöhr für Teleostier, Göppert für Amphibien, Saint-Remy für Reptilien, Felix für das Hühnchen und Stoss für Säuger nachgewiesen. Für die Milz hat man bisher keine für alle Tierklassen so einheitliche Anlage gefunden. Es liegt das daran, dass dieses Organ in der That Abweichungen in seinem ersten Auftreten aufweist, die sich nicht ohne weiteres erklären lassen und Veranlassung zu abweichenden Darstellungen gegeben haben.

Ein weiterer Grund, welcher für einen Zusammenhang der Milz mit dem Pankreas spricht, ist darin zu finden, dass man die Milz nur bei denjenigen Tieren antrifft, welche ein Pankreas besitzen. Einzeln findet man diese Organe bei keiner Tierklasse. Das Pankreas ist aber — darin sind alle Forscher einig — ein entodermales Gebilde, während der Milz nahezu von allen ein mesodermaler Ursprung zugeschrieben wird. Die innigen Beziehungen beider Organe zu einander deuten jedoch auf einen gleichen Ursprung hin. In der That hat auch Kupffer für den Acipenser eine entodermale Herkunft nachgewiesen. Diese Abstammung würde dann freilich der Funktion der Milz nicht entsprechen, die ja darin besteht, Blutkörperchen zu liefern — also mesodermale resp. mesenchymatöse Elemente. Wenn man nun auch an der Bildung des Mesenchyms beide — oder gar alle drei! — Keimblätter sich beteiligen lässt, so geschieht dieser Vorgang nur in der ersten Periode der Ontogenese, nicht aber nach Anlage der sämtlichen wichtigen Or-

gane. Die Milz nimmt nach dieser Anschauung also eine Ausnahmestellung ein, die vielleicht in der Phylogenie des Organs einige Aufklärung findet.

Bei Siren sahen wir die Milz als ein ungemein grosses Organ; bei anderen, höher stehenden Amphibien hatte das ursprünglich umfangreiche Organ eine Reduktion erfahren — sowohl nach dem proximalen, als auch nach dem distalen Ende hin. Das spricht dafür, dass die Milz eine regressive Metamorphose eingegangen und kleiner geworden ist.

Ein weiterer Umstand, der für eine regressive Metamorphose der Milz spricht, ist die Verschiedenheit ihrer Lage bei den einzelnen Tierklassen. Man findet sie bei den einen vorn am Magen, bei den anderen weiter nach hinten, wiederum bei anderen im Mesenterium, oder gar in der Nähe des Enddarmes. Es fehlt ihr jene Stabilität, wie sie andere Organe, etwa das Pankreas, haben. Auch ihr verhältnismässig spätes Auftreten lässt sich in der Weise erklären, dass sie ein in der Rückbildung begriffenes Organ ist. Mehnert hat darauf hingewiesen, dass in Rückbildung begriffene Organe eine Verzögerung in der Anlage und Entwickelung erkennen lassen.

Mit dieser Rückbildung war ein Funktionswechsel verbunden. Wenn wir auch über die ursprüngliche Funktion nichts Sicheres wissen, so ist sie ihrer Anlage bei niedern Wirbeltieren gemäss eine Darmdrüse gewesen, die später wohl in ähnlicher Weise vom Mesenchym durchwachsen wurde, wie wir es bei andern Darmanhängen sehen. So besteht ja ein fortwährender Kampf zwischen dem Mesenchym und dem entodermatischen Epithel am Cöcum, dem Processus vermiformis und in der Thymusdrüse. Gerade diese in Rückbildung begriffenen epithelialen Organe sind nach Stöhr, Ribbert, Barfurth u. a. ganz allgemein beliebte Angriffspunkte der mesenchymatösen Elemente. (Barfurth, Regeneration und Involution, 1893, pag. 203 und 204.)

Kupffer hat am Acipenser sturio nachgewiesen, dass die Milz dort aus zwei hinter einander gelegenen dorsalen Pankreasanlagen hervorgeht, dass sie mithin noch ein Organ rein entodermalen Ursprungs ist. Die Milz des Acipenser steht mithin am nächsten der ursprünglichen Milz. Etwas weiter davon entfernt ist die Milz der Urodelen, am weitesten die der Anuren und der Vögel. Hier habe ich nur in den ersten Entwickelungsstadien entodermale Elemente nachweisen können, wobei das Mesenchym bereits in früher Zeit die Hauptmasse der Anlage bildete. — Es steht zu erwarten, dass Derartiges auch an anderen Tieren gefunden wird. Besonders instruktiv in dieser Beziehung dürften die Urodelen und namentlich die ursprünglichen Formen (Siren) derselben sein; doch ist die Beschaffung des dazu geeigneten Materials zur Zeit noch sehr schwer. Ebenso wie man ein Verhalten der Milzanlage, das näher dem ursprünglichen liegt, findet und wohl auch weiter finden wird, kann man im Gegensatz dazu einen Befund erwarten, welcher eine soweit vorgeschrittene Rückbildung dieses Organs erkennen lässt, dass eine Beteiligung der entodermalen Elemente an ihrem Aufbau nicht mehr zu konstatieren ist.

Die Resultate der Untersuchungen über die Entwickelung der Milz der Selachier von Laguesse habe ich zum Teil an Pristiurus melanostomus bestätigen können. Das Stadium, welches ich von dieser Species besitze, ist mir dadurch besonders wertvoll, dass ich an ihm den Zusammenhang der Milzanlage mit der dorsalen Pankreasanlage erkenne. Letzteres geht freilich auch aus den halbschematischen Abbildungen, die Laguesse und auch Phisalix zu ihren Arbeiten geben, hervor.

Sucht man nun die in der Litteratur vorliegenden Angaben über die Entstehung der Milz auf Grund der oben angeführten Annahme zu erklären, so ist wohl die von vielen Forschern gemachte Beobachtung einer Abschnürung der Milz vom

Pankreas die nächste, welche sich in ungezwungener Weise hieran anreiht. Sie ergiebt sich aus den bereits geschilderten Befunden. Zufügen muss ich jedoch, dass die Angaben der früheren Autoren hierüber sich hauptsächlich auf Untersuchungen an präparierten Embryonen beziehen und nicht auf Studien von Serienschnitten, dass ihnen daher manches entgangen ist, was man später gefunden hat.

Wendet man sich dann zur Erklärung der Angaben über die Entstehung der Milz aus den Zellen des embryonalen Mesenteriums, resp. Mesogastriums, so findet man zugleich die Thatsache vorliegen, dass ganz in der Nähe des Entstehungsortes der Milz das Pankreas oder doch ein Teil von ihm sich befindet. Letzteres ist immer früher da, als die Milzanlage. Tritt man nun an diese Thatsache mit der aus dem Vorhergehenden gewonnenen Ansicht, so ist die Erklärung für sie bereits gleichfalls aus dem Früheren gegeben.

Die wichtigen Beobachtungen Kupffers, nach welchen die Milz niederer Wirbeltiere (Ganoiden und Cyclostomen) aus einer zum Pankreas gehörigen entodermalen Anlage hervorgeht, haben durch meine Untersuchungen an den übrigen Wirbeltierklassen insofern eine Bestätigung gefunden, als ich auch bei den Urodelen (Triton, Siredon) einen genetischen Zusammenhang der Anlagen beider Organe auffand. Bei den Anuren (Rana) aber, den Selachiern (Pristiurus) und den Vögeln (Passer, Columba, Gallus) ist ein solcher Zusammenhang mit Sicherheit nicht nachzuweisen und ich muss mich für diese Abteilungen der Wirbeltiere denjenigen Forschern anschliessen, welche der Milz einen mesenchymatösen Ursprung zuweisen. Ein Ausgleich dieses Widerspruches liesse sich in gewissem Sinne finden, wenn es gelänge die Maurersche Hypothese über die Entstehung der Anurenmilz aus ausgewanderten entodermalen Elementen (des Darmes) über allen Zweifel als richtig nachzu-

weisen. Für die Vögel würde ich aber nach meinen Befunden diese Anschauung dahin modifizieren, dass die am Aufbau der Milz beteiligten Elemente nicht aus dem Darm, sondern aus der dorsalen Pankreasanlage stammen.

---

5. Ergebnisse.

1. Bei Urodelen (Triton und Siredon) entsteht wie bei Acipenser und Ammocoetes (v. Kupffer) die Milz aus der dorsalen Pankreasanlage.
2. Bei Anuren (Rana), Selachiern (Pristiurus) und Vögeln (Passer, Columba, Gallus) entsteht die Milz aus mesenchymatösen Elementen, die bei Rana nach Maurer aus dem Darmepithel, bei Vögeln nach meinen Untersuchungen zum Teil aus dem Mesenchym des Darmfaserblatts, zum Teil aus Zellkomplexen der dorsalen Pankreasanlage stammen.
3. Die Milz tritt bei diesen Tieren später auf, als das dorsale Pankreasdivertikel. Es deckt sich dieser Befund mit den Angaben der Autoren für andere Tierklassen.
4. Beim Hühnchen tritt die Milz in der zweiten Hälfte des 5. Tages auf (zwischen der 108. und 115. Stunde der Bebrütung).

   Es wird hiermit die Angabe von C. E. v. Baer, Remak u. a. bestätigt.
5. Bei der Taube erscheint die Milz in der zweiten Hälfte des 4. Tages (zwischen der 84. und 96. Stunde der Bebrütung).
6. Beim Sperling tritt die Milz gleichfalls in der zweiten Hälfte des 4. Tages auf (zwischen der 80. und 94. Stunde der Bebrütung).
7. Beim Siredon pisciformis ist die Milz an einem 4,6 mm langen (Mund—After) Exemplar zu erkennen.

8. Beim Triton taeniatus ist die Milz an einem 5.5 mm langen (Mund—After) Exemplar vorhanden.
9. Bei Rana temporaria wurde die Milz zuerst an einem 5.0 mm langen (Mund—After) Exemplar gefunden.
10. Bei den oben genannten Tieren (mit Ausnahme von Rana) stehen die dorsale Pankreasanlage zur Milz, die beiden ventralen zur Leber in einem bestimmten Zusammenhang.
11. Nur diejenigen Wirbeltiere, die ein Pankreas haben, besitzen auch eine Milz.
12. Die ursprüngliche grosse Ausdehnung der Milz ist bei Siren erhalten; bei den andern Amphibien und den Wirbeltieren überhaupt ist die Milz ein in Reduktion begriffenes Organ (Klaatsch).

Litteratur.

1. Baer, K. E. v., Über Entwickelungsgeschichte der Tiere. 1828.
2. Balfour, F. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übersetzt von Vetter. Jena 1881.
3. Bannwarth, Untersuchungen über die Milz. Archiv f. mikroskop. Anat. 1891, Bd. 38.
4. Barfurth, D., Regeneration und Involution. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte 1893.
5. Billroth, Beiträge zur vergleichenden Histologie der Milz. Müllers Archiv für Anat. 1857.
6. Bischoff, Th. L. W., Entwickelungsgeschichte der Säugetiere und des Menschen. Leipzig 1842.
7. Bonnet, R., Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Haussäugetiere. Berlin 1891.
8. Brachet, A., Recherches sur le développement du Pancréas et du Foie (Sélaciens, Reptiles, Mammifères). 3 Pl. Journal de l'anat. et de la physiol., XXXII. Bd., 1896. (Erschien nach Vollendung meines Manuskripts.)

8a. Derselbe, Sur le développement de la cavité hépato-entérique. Archives de Biologie, Liége 1895.

9. Dolshansky, J., Über embryonale Blutentwickelung. Diss. Jurjeff 1894 (russisch).
10. Duval, M., Atlas d'embryologie. Paris 1889.
11. Eberth, C. J., Cirkulationsorgane, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte 1892 und 1893.
12. Ecker, Die Anatomie des Frosches. 1864.
13. Felix, W., Zur Leber und Pankreasentwickelung. Archiv für Anat. und Physiol. 1892.
14. Gadow, Die Vögel. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 1890.
15. Gegenbaur, C.. Grundriss der vergleichendan Anatomie. Leipzig 1878.
16. Goeppert, E., Die Entwickelung und das spätere Verhalten des Pankreas der Amphibien. Morpholog. Jahrbuch, Bd. XVII, 1891.

17. Goette, A., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Darmkanals im Hühnchen. Tübingen 1867.
18. Derselbe, Die Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
19. Derselbe, Untersuchungen über die Entwickelung des Bombinator igneus Archiv für mikroskop. Anat., Bd. V, 1869.
20. Hammar, J. A., Über einige Hauptzüge der ersten embryonalen Leberentwickelung. Mit 14 Abbild. Anat. Anzeiger, XIII. Bd.
20a. Derselbe, Einiges über die Duplicität der ventralen Pankreasanlage. Mit 2 Abbild. Anat. Anz., XIII. Bd. (Erschien wie die vorige Arbeit des Verfassers nach Vollendung meines Manuskripts.)
20b. Hoyer, Der Bau der Milz. Mikroskop. Anat. von Lawdowsky und Owsjannikow, 1887 (russisch).
21. Haeckel, E., Ursprung und Entwickelung der tierischen Gewebe. 1884.
22. Hertwig, O., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte. Jena 1893.
23. His, W., Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Die erste Entwickelung des Hühnchens im Ei. Leipzig 1868.
24. Derselbe, Anatomie menschlicher Embryonen. 1880; nebst Atlas.
25. Hoffmann, Amphibien. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs.
26. Huxley, T. H., Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Breslau 1873.
27. Jankelowitz, Adolf, Zur Entwickelung der Bauchspeicheldrüse. Inaug.-Diss. Berlin 1895.
28. Klaatsch, H., Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmkanal der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. 1892.
29. Kölliker, A., Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig 1879.
30. Derselbe, Grundriss der Entwickelungsgeschichte. Leipzig 1884.
31. Kupffer, C. v., Über die Entwickelung von Milz und Pankreas. Münch. med. Wochenschrift 1892.
32. Derselbe, Über das Pankreas bei Ammocoetes. Separatabd. aus d. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphologie u. Physiologie zu München 1893.
33. Lawdowsky und Owsjannikow, Mikroskop. Anat. Petersburg 1887 (russisch).
34. Laguesse, E., Recherches sur le développement de la rate chez les poissons. Journal de l'Anat. et de la Physiologie 1890.
35. Derselbe, Le tissu splenique. Anat. Anzeiger 1891.
36. Leydig, F., Lehrbuch der Histologie. 1857.
37. Maslowsky, Kursus der Entwickelungsgeschichte der Tiere. Charkow 1866 (russisch).
38. Maurer, F., Die erste Anlage der Milz und das erste Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien. Morphol. Jahrb. 1890.
39. Meckel, J. F., System der vergleichenden Anatomie. Th. IV, 1829.
40. Minot, Ch., Sedgwick, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Leipzig 1894.
41. Müller, W., Milz; in Strickers Handb. der Gewebelehre 1865.
42. Oppel, Beiträge zur Anatomie des Proteus anguineus. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXIV.

43. Peremeschko, Über die Entwickelung der Milz. Sitzungsber. d. k. Akad. Wiss. Wien 1867, Bd. LVI.
44. Derselbe, Beiträge zur Anatomie der Milz. Sitzungsber. d. k. Akad. Wiss. Wien 1867, Bd. LVI.
45. Phisalix, Recherches sur l'anat. et la physiol. de la rate chez les Ichthyopsidés. Archives de Zoologie experimentale 1885.
46. Rathke, H., Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Leipzig 1861.
47. Derselbe, Vorträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1862.
48. Reichert, K. B., Das Entwickelungsleben im Wirbeltierreich. Berlin 1840.
49. Remak, Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere. Berlin 1855.
50. Retterer, Sur le développement des glandes vasculares. C. v. Acad. 1885.
51. Robin, Article Rate. Dict. des Sc. med.
52. Saint-Remy, G., Développement du Pancréas chez les Reptiles. Journal de l'Anat. et de la Physiologie 1893.
53. Schenck, S. L., Lehrbuch der vergleichenden Embryologie der Wirbeltiere. Wien 1874.
54. Stöhr, Ph., Zur Entwickelung der Leber und Pankreas der Forelle. Anat. Anz. 1893.
55. Derselbe, Über die Entwickelung von Hypochorda und Pankreas bei Rana. Anat. Anz. 1895.
56. Stoss, Zur Entwickelungsgeschichte des Pankreas. Anat. Anz. 1891.
57. Toldt, Die Darmgekröse und Netze im gesetzmässigen und gesetzwidrigen Zustand. Denkschrift der k. Akad. Wien 1889.
58. Uskow, Bemerkungen zur Entwickelungsgeschichte der Leber und der Lungen. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. XXII, 1883.
59. Derselbe, Über die Entwickelung des Zwerchfells, des Perikardiums und des Cöloms. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXII, 1883.
60. Valentin, Dr. G., Handbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Berlin 1835.

Figurenerklärung zu Tafel XIII XVIII.

Die Zeichnungen sind mit der Camera bei eingeschobenem Tubus eines Leitz-Mikroskopes angefertigt. Obj. 2, Ok. I = 32 × Obj. 3. Ok. I = 59 ×, Obj. 7 Ok. I 330 × vergrössert.

M = Magen
Sp = Milz
P = Pankreas
H = Leber
L = Lungensack
Vp = Vena portae
VOM = Vena-omphalo-mesenterica.
D = Darmkanal
Ch = Chorda dorsalis
Ao = Aorta
Med = Medullarrohr.

1. Siredon pisciformis, 32 ×. (15,2 mm lang, Serie I, Obj. 1, Reihe VI Schnitt 1.)
2. Siredon pisciformis, 5 ×, 16,0 mm lang.
3. Siredon pisciformis, 57 ×, 107 mm lang Querschnitt durch den Körper in der Milzgegend (R. VII, S. 6).
4. Dasselbe bei 330 ×.
5. Siredon pisciformis, 57 ×, 5,4 mm Mund-After. (4. Schnitt auf der vorletzten Reihe.) Milzanlage und Lungensack.
6. Triton taeniatus 57 ×, 16,0 mm Länge. Neben der Milz der Lungensack.
7. Triton taeniatus, 32 ×, 15,0 mm lang. (Obj. 3, R. VI, S. 4.)
8. Triton taeniatus, 59 ×, 16,5 mm lang. (Obj. 3.) Auf beiden Figuren ist der „Blutsack“ (Milz) zu sehen, in Fig. 7 auf dem Querschnitt, in Fig. 8 auf dem Längsschnitt.
9. Triton taeniatus, 5 ×, 15,0 mm lang.
10. Triton taeniatus, 48 ×, 22,0 mm lang.
11. Rana temporaria, quer, 32 ×, (Serie II).

12. Triton taeniatus, 10,0 mm lang. (Reihe IX, Schnitt 5.) 94 ×. Zeiss, Apochromat 16,0, Komp.-Ok. 6.
13. Rana temporaria, quer, 32 ×, Querschnitt durch den Körper in der Gegend der Milzanlage.
14. Dasselbe bei 330 × — die Milzanlage.
15. Darmtrakt eines entwickelten Triton taeniatus mit der Milz.
16. Dasselbe von Rana temporaria (nach Ecker).
17. Dasselbe von Pelobates fuscus.
18. Darmtrakt eines entwickelten Siren lacertina mit der Milz.
19. Dasselbe von Menobranchus lateralis.
20. Dasselbe von Rana temporaria.
21. Passer domesticus ca. 110 Stunden bebrütet. 32 ×, Serie I. (Obj. 1 Reihe VII, Schnitt 7.)
22. Passer domesticus. Dasselbe Objekt. 32 ×, Obj. 2, Reihe VI, Schnitt 1. Serie I. Die Milz an ihrem distalen Ende neben der dorsalen Pankreasanlage liegend.
23. Columba domestica, 96 Stunden alt. 32 ×, Serie X, Reihe VIII, Schnitt 6.
24. Gallus domesticus, 123 Stunden alt. 32 ×, Serie II, Obj. 4, Reihe 1, Schnitt 5.
25. Gallus domesticus, 115 Stunden alt. 32 ×, Serie VI, Objekt 1, Reihe IX Schnitt 8. In Fig. 3 ist das erste Auftreten der Milzanlage an der auf der Figur mit Sp bezeichneten Stelle zu finden.
26. Gallus domesticus, 100 Stunden alt. Serie VI. Obj. 2, Reihe III, Schnitt 6. 32 ×. Das mesenchymatöse Gewebe der Milzanlage ist bis an den Darm als besonders differenzirt zu verfolgen.
27 Columba domestica, 3 ×, 140 h, Serie II. Der Pfeil deutet die Richtung, in welcher der Schnitt gelegt ist, an.
28. Columba domestica, 120 h, 3 ×. Serie XIV.
29. Columba domestica, 5 ×, 144 h. Der Pfeil deutet die Schnittrichtung an. Serie XIII.
30. Columba domestica, 4 ×, 100 h, Serie XV.
31. Columba domestica, Darmkanal mit der Milz und dem Pankreas einer 9 Tage alten Taube.
32. Gallus domesticus, 121 h. Magen-Duodeum mit der hervorknospenden Milzanlage aus der Masse der dorsalen Pankreasanlage, die hinter dem Duodenum sich befindet.

ÜBER DEN

INTERMITTIERENDEN EXOPHTHALMUS

(EXOPHTHALMIE À VOLONTÉ; ENOPHTHALMIE ET EXOPHTHALMIE ALTERNANTES).

VON

A. VOSSIUS IN GIESSEN.

Mit 2 Abbildungen auf Tafel XIX.

Der in der Tiefe der Orbitalpyramide im Canalis opticus durch Vermittelung des Sehnerven befestigte Augapfel wird im vorderen Abschnitt der Augenhöhle durch die geraden und schiefen Augenmuskeln, speziell aber durch einen besonderen bindegewebigen Apparat in der Schwebe erhalten. Merkel hat uns von dem Fascienapparat der Orbita und von seiner Bedeutung für die Stellung und Bewegung des Auges in seinem Handbuch der topographischen Anatomie eine eingehende Schilderung und in Fig. 159 ein sehr anschauliches Schema dieses Bandapparates geliefert; er hat gezeigt, dass derselbe die Augenmuskeln umhüllt und sie einerseits mit dem Bulbus, andererseits mit der Orbitalwand verbindet. Die Verbindung mit der Augenhöhlenwand stellen die Fascienzipfel der Augenmuskeln her, welche sich an drei Stellen inserieren: am lateralen Umfang in der Gegend unter der Sutura zygomatico-frontalis, an der medialen Seite in der Gegend des Thränenbeines und oben innen an der Trochlea.

Am untern Umfang des Auges fehlt eine solche Verbindung des Fascienapparates mit der Orbita; hier besteht nur ein quer unter dem Bulbus verlaufender Fascienzug, welcher den am vordern Umfang des Auges von der Fascie gebildeten Bindegewebsring vervollständigt und verstärkt. Dieser Abschnitt des Fascienapparates ist besonders fest und so eingerichtet, dass der Bulbus auf ihm wie auf einer Schlinge ruht. Lockwood hatte

diesen Teil deshalb auch Ligamentum suspensorium oculi benannt. Derselbe wird gebildet von den beiden sehr kräftigen Fascienzipfeln des Rect. inferior und erheblich verstärkt durch die vom Obl. inferior gelieferten Fascienteile, welche dem Verlauf des Obl. inferior entsprechend zu einem derben Bindegewebspolster verwachsen, welches gerade unter dem Bulbus liegt.

Dieser Fascienapparat stellt einerseits eine Hemmungsvorrichtung für die Wirksamkeit der Augenmuskeln auf die Bewegungen des Augapfels, andererseits eine wichtige Fixiervorrichtung des Bulbus selbst dar. Wenn man die Fascienzipfel durchschneidet, so kann das Auge in die Orbita zurücksinken.

Die Achse des Augapfels fällt nicht mit derjenigen der Augenhöhle zusammen, sondern sie schneidet dieselbe unter einem Winkel von 30—45 Grad [1]), je nach der Divergenz der Augenhöhlen. Sein Mittelpunkt liegt nach Merkel einige Millimeter lateralwärts von dem Mittelpunkt der Gesichtsöffnung der Orbita, so dass der Bulbus im ganzen mehr der äusseren als der inneren Wand der Augenhöhle genähert ist. Die Lage des Hornhautscheitels zu dem Augenhöhlenrand ist eine individuell sehr verschiedene. H. Cohn hat eingehende Messungen über die Prominenz der Augen mittelst eines besonderen Exophthalmometers bei 427 Individuen verschiedenen Alters, Geschlechts und Refraktionszustandes angestellt und als Ausgangspunkt derselben diejenige Stelle des oberen Augenhöhlenrandes gewählt, welche senkrecht über der Mitte der Pupille des in die Ferne blickenden Auges steht. Er fand, dass der Hornhautscheitel den genannten Punkt überragen (positive Prominenz), oder hinter ihm zurückstehen kann (negative Prominenz). Die Resultate schwankten zwischen P — 10 mm und P + 12 mm, meist zwischen — 5 mm

1) Diese Werte habe ich nach den Messungen von Weiss über den Winkel, welche beide Sehnerven mit einander bilden, angegeben. Da die Sehnerven nahezu in der Richtung der Augenhöhlenachse verlaufen, dürfte jene Angabe ungefähr zutreffen.

und 0. Eine absolute Grenze zwischen physiologischer und pathologischer Prominenz kann hiernach nicht existieren; ein sicheres Urteil über eine pathologische Prominenz des Bulbus kann man durch diese Messungen nur gewinnen, wenn man die Lage beider Augen mit einander vergleicht und regelmässig zu verschiedenen Zeiten bestimmt. Aber auch der Vergleich der Stellung beider Augen giebt durchaus nicht immer einen zuverlässigen Anhalt für die Annahme einer pathologischen Prominenz; denn unter 427 Personen gab es nur 82 mit gleich grosser P beider Augen. In 8 Fällen war P grösser als O und in 74 lag P gleich weit hinter dem zugehörigen Punkt des oberen Orbitalrandes. Bei allen übrigen Personen existierten zwischen rechtem und linkem Auge Differenzen von $^1/_2$ bis 8 mm. Unterschiede von 1—3 mm sollen recht häufig sein und sich durch den Augenschein noch gar nicht bemerkbar machen, wenn P negativ ist. Ist P positiv, so fallen grössere Differenzen beim ersten Anblick schon viel eher auf.

Alter und Geschlecht sind nach Cohns Untersuchungen ohne nennenswerten Einfluss auf die Prominenz der Augen, dagegen erwies sich dieselbe bis zu einem gewissen Grade abhängig von ihrem Brechzustand. Die Myopen lieferten die bedeutendste Prominenz; bei Hypermetropen war P meist negativ, indessen kam auch bei Myopie negative P. vor.

Abgesehen von dem Refraktionszustand ist die Lage des Auges zur Gesichtsöffnung der Augenhöhle aber noch abhängig von der Menge des Orbitalfettzellgewebes und gewissermassen auch von dem Füllungszustande der Blutgefässe, speziell der Venen. Bei fettreichen Personen stehen die Augen mehr vor als bei fettarmen. Bekannt ist das Einsinken der Augen (Enophthalmus) beim Hungerzustand, bei Kachexie nach oder während schwerer Krankheiten. Himly schreibt: „Bei Menschen mit kurzem Hals, apoplektischem Habitus, bei Säufern, während eines apoplektischen Anfalles, bei Erstickungszufällen, nach heftigen

Körperanstrengungen (bei Neugeborenen, die schwer geboren wurden (Demours), treten die Augen leicht ein wenig hervor, aber auch leicht wieder zurück ....." Ferner beim Enophthalmus. „Der geringste Grad rührt von Verminderung des Fettpolsters der Orbita her, und folgt auf lange Trauer, Hunger, Auszehrung, bedeutenden Säfteverlust; totenähnlich ist er bei der Cholera." Arlt äussert sich folgendermassen: „Von Natur aus bald tiefer bald flacher liegend, tritt er momentan bei erhöhtem Gefässturgor stärker hervor; bei reichlichem Säfteverluste (Hämorrhagie, Diarrhöe u. dergl.) merklich zurück, wogegen mechanische Hyperämie in dem retrobulbären Fettpolster mehr eine habituelle stärkere Vorlagerung (Glotzauge), starke Abmagerung aber ein mehr weniger auffallendes Zurücksinken in die Orbita (Hohlauge) bewirkt." Das Auge kann unter diesen Umständen wegen seiner Fascienverbindungen nur bis zu einem gewissen Grade in die Orbita zurücksinken; bei zunehmender Abmagerung vertieft sich die Tarsoorbitalfalte des Lides durch den Einfluss des äusseren Luftdruckes und täuscht hierdurch ein stärkeres Einfallen der Augen vor. Enophthalmus kommt, abgesehen von Sympathikuslähmung, noch vor nach Verletzungen durch Fettschwund infolge Kompression des Orbitalzellgewebes bei Kontusionen (Nieden) oder durch Narbenzug.

Über den Einfluss der Blutgefässfüllung auf die Prominenz der Augen unter physiologischen Verhältnissen hat Donders sehr eingehende Untersuchungen angestellt. Er fand eine Ausdehnung der extra- und retrobulbären Gefässe (Venen) bei forciertem kräftigen Exspirationsdruck und sah, wenn der Exspirationsdruck eine Zeit lang anhielt, den Augapfel deutlich nach vorn treten, während das Gesicht rot und angeschwollen wurde. Bei jungen Menschen schien diese Veränderung geringer zu sein als bei älteren. Als Maximum beobachtete er bei einem 42 jährigen ein Vortreten um 1,45 mm, im Mittel von 5 Fällen um 1,1 mm. Die Augenlider sind nach Donders im stande

dieser respiratorischen Ausdehnung der Orbitalvenen entgegenzuarbeiten. Erweiterung der Lidspalte und fortgesetzter Exspirationsdruck zusammen bewirken ein stärkeres Vordringen der Augen. Bei jedem Nicken tritt der Bulbus in die Orbita zurück; sein Zurückweichen kann ungefähr $1/2$ mm betragen. Dasselbe findet statt bei langsamer, willkürlicher Verengerung der Lidspalte; wenn man dann aber die Lidspalte wieder öffnet, während der Blick unverrückt auf denselben Punkt gerichtet bleibt, so tritt der Augapfel wieder gleichmässig vor. In jenem Fall fand Donders ein Zurückweichen um 0,41 bis 0,66 mm, in diesem Fall ein Hervortreten um 0,37 bis 0,86 mm. Diese Beobachtungen sind von hohem Wert für das Verständnis des Zustandekommens und des klinischen Krankenbildes des intermittierenden Exophthalmus. Jene Erscheinungen des Vortretens des Auges können durch nichts Anderes als durch eine Ausdehnung der Venen in der Augenhöhle beziehungsweise durch eine Gegenwirkung von seiten der Augenlider erklärt werden. Bei dem Mangel der gewöhnlichen Stützung des Bulbus durch die Augenlider kann die Ausdehnung der retrobulbären Venen allmählich einen hohen Grad erreichen; es können Varicen die Veranlassung für einen Exophthalmus abgeben, sagt Donders. So kann bei Keuchhusten ebenfalls Exophthalmus entstehen, wie Gunning auf einem Ophthalmologen-Kongress in Heidelberg berichtet hat, und zwar nach eigenen Beobachtungen durch retrobulbären Bluterguss.

Der Schluss und Druck der Augenlider bei erhöhtem Exspirationsdruck ist eine associierte Wirkung. Von einem Reflex auf ein Schmerzgefühl, der sich an den Augen offenbaren soll, kann nach Donders anfänglich keine Rede sein. Erst später, bei anhaltendem Husten z. B., kann sich derselbe geltend machen. Aber das Gesamte der Bewegung, sowohl die des Exspirationsdruckes als die der Augenlider, kann ebenso gut durch Reflex (Husten, Niesen) als in Verbindung mit dem Willen

(Blasen, Pressen, Schreien) oder automatisch mit dem Gemütsleben (Lachen, Schreien etc.) hervorgebracht werden.

Durch eine abnorme Füllung der Orbitalvenen ist ebenfalls nur die Protrusion zu erklären, welche H. Cohn bei einem 17 jährigen, blühenden Mädchen während der Menstruation beobachtete; der Exophthalmus trat regelmässig mit einem Dickerwerden des Halses gleichzeitig auf und betrug $1^1/_2$ bis 4 mm. Eine von Sattler und Richter citierte, angeblich im Surgical dictionnary in dem Artikel „Exophthalmie“ von Cooper mitgeteilte ähnliche Beobachtung habe ich an der bezeichneten Stelle nicht auffinden können. Durch Anschwellung der Orbitalvenen muss auch meines Erachtens der Exophthalmus in einem Fall von Louis, den Stellwag erwähnt hat, seine Erklärung finden. — Bei einem 3 jährigen Mädchen entstand mit der Auftreibung des Bauches Exophthalmus und verschwand mit dem Zurückgehen des Unterleibes auf sein normales Volumen.

Der in physiologischen Grenzen schwankenden Protrusion der Augen gegenüber steht der Exophthalmus, welchen wir als Zeichen verschiedener Erkrankungen der Augenhöhle und ihres Inhalts bei Panophthalmitis, Phlegmone des Orbitalzellgewebes, Thrombophlebitis der Orbitalvenen, bei Sinusthrombose, bei pulsierendem Exophthalmus, schliesslich bei Neubildungen in der Augenhöhle z. B. dem Cavernom auftreten sehen.

Einen vom pulsierenden Exophthalmus ganz abweichenden Symptomkomplex haben „jene Fälle, welche, obwohl Sektionsbefunde noch fehlen, auf eine einfache variköse Erweiterung der Orbitalvenen zurückzuführen sein dürften“. Sattler hat über die einschlägigen Beobachtungen in dem Handbuch von Gräfe-Sämisch, Bd. VI, pag. 879 kurz zusammenfassend referiert und die Veranlassung in einer individuellen Disposition, einer gewissen Schlaffheit und Dehnbarkeit der Venenwandungen als Ausdruck einer lokalen Erkrankung derselben gesucht. Von dem pulsierenden Exophthalmus unterscheidet sich das Krank-

heitsbild dieser Fälle wesentlich durch das einseitige Auftreten der Protrusion, durch das Fehlen der Pulsation und Geräusche, sowie aller Stauungserscheinungen in der Orbita und am Bulbus. Das charakteristischste Symptom besteht in einem Hervortreten des Augapfels aus der Augenhöhle bei gewissen Körperbewegungen z. B. beim Bücken des Kopfes, während in aufrechter Haltung oder Rückenlage diese Vortreibung nicht besteht. Man hat deshalb das Krankheitsbild intermittierenden Exophthalmus oder, da eine gewisse Abhängigkeit von dem Willen der Patienten nicht zu verkennen ist, Exophthalmie à volonté genannt.

In der älteren Litteratur finden wir vereinzelte und nur sehr unvollkommen beschriebene, meistens als Kuriositäten bezeichnete Fälle. Auf dieselben ist zuerst von Himly in seinen Krankheiten und Missbildungen des menschlichen Auges hingewiesen. In den neueren Lehrbüchern der Augenheilkunde werden sie noch kaum erwähnt — ein Zeichen, dass sie selten und noch nicht von den einzelnen Autoren beobachtet sind. Nur Panas widmet unserem Krankheitsbilde eine ausführliche Besprechung. Vielfach ist das Hervortreten des Auges gleichzeitig mit einer sichtbaren und fühlbaren Geschwulst in der Umgebung des Bulbus oder hinter demselben beschrieben; bisweilen wurde auch nur eine Geschwulst neben dem Auge bei gebückter Kopfhaltung ohne Lageveränderung des Auges gesehen. Sattler hat beide Eventualitäten in seiner 1880 erschienenen Monographie von einem gemeinschaftlichen Gesichtspunkt aus betrachtet. Die älteren Beschreibungen seien hier kurz angeschlossen. So beobachtete Andreae ein Mädchen, bei welchem, sobald dasselbe einige Minuten in gebückter Stellung blieb, zwischen dem Augapfel und dem oberen Orbitalrande äusserlich eine längliche, weiche, elastische Geschwulst, grösser als eine halbe Haselnuss sich erhob, welche, wenn die Person eine Zeit lang den Kopf wieder aufrecht gehalten hatte, grossenteils verschwand. Die Farbe der Lidhaut war unver-

ändert, das Übel schmerzlos, das Sehvermögen aber getrübt, besonders bei gefüllter Geschwulst. Durch eine Operation wurde der Varix beseitigt.

J. A. Schmidt wurde zu einem 16 Tage alten Kind zugezogen, dessen linkes Auge mit einer eigentümlichen Affektion behaftet war. Wenn man dem Kinde während des Schlafes die Augenlider öffnete, bemerkte man im äusseren Winkel einen kleinen venösen Tumor, welcher im Moment des Erwachens hervortrat, bei der Inspiration sich ein wenig zurückzog, beim Schreien aber den Augapfel vordrängte. Dabei drängten sich die Lider vor und färbten sich blaurot. Öffnete man jetzt die Augenlider, so sah man den Bulbus protrudiert und zwischen ihm und dem untern Augenlid einen grossen Varix von halber Daumenlänge. Derselbe bestand aus mehreren Varicen von verschiedenem Umfang, welche sich in die Augenhöhle unterhalb der äussern Kommissur hineinerstreckten. Wenn sich das Kind eine halbe Viertelstunde ruhig verhielt, verschwand der Varix allmählich und mit ihm der Exophthalmus, so dass beide Augen schliesslich in demselben Niveau sich befanden. Man fühlte dann in dem äusseren Winkel eine Höhle, welche sich beim Schreien füllte; es handelte sich offenbar um eine variköse Erweiterung der Orbitalvenen, speziell der Vena ophthalmica cerebralis, die durch Schreien und bei allen forcierten Respirationen anschwollen.

Verduc erwähnte einen jungen Maler, welcher sich eines Tages einer Gesellschaft von Ärzten vorstellte, um wegen eines ungewöhnlichen Vorfalls seines Auges Rat einzuholen; denn in weniger als einer Stunde trat sein Auge mehr als sechsmal aus der Augenhöhle bis auf die Mitte der Backe hervor, um sich dann wieder in die Orbita zurückzuziehen.

Velpeau berichtete, dass ein 16jähriges Mädchen zwischen Auge und oberer Augenhöhlenwand einen venösen Tumor ge-

habt habe, welcher regelmässig beim Bücken des Kopfes hervorgetreten sei.

Mackenzie behandelte einen Mann an rheumatisch-katarrhalischer Augenentzündung, welchem während des Tragens einer schweren Last auf dem Rücken das rechte Auge fünf Jahre zuvor vorgefallen war. Seit dieser Zeit soll das Auge regelmässig beim Bücken vorgetreten und wieder in die Augenhöhle zurückgetreten sein, sobald er den Kopf hob oder das Auge rieb. Im Augenblick des Vorfalls fühlte er, dass etwas die Augenhöhle erfülle und das Auge vordränge; ausserdem empfand er einen Schmerz in der Orbita, welcher sich nach merkuriellen Abführmitteln verringerte. Die Bewegungen des Auges waren ungehindert, das Sehvermögen beim Vortreten des Auges etwas gestört.

Parrish[1]) soll nach Sattler und Richter einen 16jährigen Ladenjungen gesehen haben, welcher beim Tauchen einen Stoss gegen die Augengegend erhalten hatte und bei aufrechter Körperhaltung einen varikösen Venentumor zeigte, der beim Bücken und durch Kompression der Vena jugularis beträchtlich anschwoll.

Auf die ausführlichen und sehr viel genaueren Beobachtungen einschlägiger Fälle von intermittierendem Exophthalmus aus der neueren Litteratur werde ich am Schluss meiner Arbeit in einer Tabelle näher eingehen; an dieser Stelle will ich nur noch kurz einige von Himly[2]) berührte ältere Beobachtungen von bemerkenswertem Auftreten eines Exophthalmus erwähnen. So hat Schenk erzählt, dass die Augen einer Frau bei einer schweren Geburt aus den Höhlen heraus getreten und nach vier Tagen erst wieder zurückgewichen seien; ferner hat Schenk von

[1]) Den Fall habe ich an der von Sattler und Richter angegebenen Stelle nicht auffinden können.

[2]) Himly, Bd. I, pag. 394 und 395.

einem 60jährigen Manne berichtet, welchem ungefähr alle halbe Jahre die Augen auf die Wangen vorgefallen seien.

Etwas eingehender als Himly und bereits mit einem Hinweis auf die Orbitalvenen als Ursache der Lageveränderung des Auges in derartigen Fällen behandelte Stellwag die vorliegende Frage. Er schreibt: „Varicen werden nur selten in ansehnlicher Entwickelung beobachtet. Sind sie oberflächlich gelegen, so lassen sie sich schon durch ihr Aussehen leicht erkennen. Wenn sie aber tiefer gelegene Venenstämme betreffen, so ist ihre Diagnose nicht immer so leicht. Sie bedingen dann in der Regel eine Dislokation des Bulbus, welche offenbar unter dem Einfluss der Cirkulation steht, indem alle jene Umstände, welche eine vermehrte Blutzufuhr zu dem Kopf und in specie zum Auge bedingen, oder den Blutrückfluss behindern, die Vortreibung und etwaige seitliche Ablenkung des Augapfels steigern, während unter den entgegengesetzten Verhältnissen die Dislokation sich vermindert und durch allmählichen Druck von aussen her wohl auch aufgehoben werden kann. Der völlige Mangel der Pulsation unterscheidet den Varix von dem Aneurysma.“

Die erste gründlichere Bearbeitung der Fälle von intermittierendem Auftreten und Verschwinden eines Exophthalmus bei verschiedener Kopf- und Körperhaltung verdanken wir Dupont in seiner im Jahre 1865 erschienenen These „Des tumeurs de l'orbite formées par du sang en communication avec la circulation veineuse intracranienne.“ Dieser Autor berichtet zunächst über vier Fälle (Mackenzie, Verduc, J. A. Schmidt, Mazel et A. Boniface d'Anduze), ferner über eine Beobachtung von Foucher, dessen Patient von Nelaton auf operativem Wege dauernd geheilt wurde. Er entwirft eine genaue Symptomatologie, schildert den Verlauf, die Diagnose und Ätiologie dieser Fälle und erwähnt eine von Velpeau citierte Beobachtung Salmuths von dem Hervortreten des Auges bei einem Epi-

leptiker während des Anfalls. Zur Erklärung des Exophthalmus greift er auf eine Anomalie der Orbitalvenen zurück; er führt bereits ein Anschwellen des Exophthalmus resp. der Tumoren bei Kompression der Jugularvenen, sowie bei tiefer Exspiration an — eine Erscheinung, welche ihre Erklärung in den Eingangs dieser Arbeit geschilderten physiologischen Beobachtungen von Donders findet — er bespricht genau den Einfluss des Bückens auf das sichtbare Hervortreten und die Grösse der Tumoren, sowie auf die Stärke des Exophthalmus und teilt die Fälle in zwei Gruppen ein, in solche, bei welchen der Exophthalmus ohne nachweisbaren Tumor eintritt, und in solche, bei welchen ein Tumor ohne Exophthalmus beobachtet werden kann.

Nach dem von Sattler gelieferten kurzen zusammenfassenden Referat über alle bis zum Jahr 1880 beschriebenen Beobachtungen dieser Art von intermittierendem Exophthalmus infolge variköser Erweiterung der Orbitalvenen hat dann Yvert in einer im Jahre 1881 im Recueil d'Ophthalmologie veröffentlichten Abhandlung „Tumeurs veineuses de l'orbite en communication directe avec la circulation veineuse intracranienne" sich ausführlicher mit dieser Frage beschäftigt. Abgesehen von den vier Fällen Duponts bespricht er zwei neuere und eine eigene Beobachtung. Er macht dieselbe Einteilung wie Dupont: 1. in äusserlich sichtbare Tumoren, welche sich bei Kopfneigung und Anstrengungen vergrössern, bei Rückenlage verschwinden oder durch geringen äussern Druck sich ganz resp. teilweise reponieren lassen — hierher rechnet er z. B. Schmidts Fall; 2. in intermittierenden Exophthalmus ohne äusserlich sichtbaren Tumor wie in den Fällen von Mackenzie, Grüning, Vieusse.

Dieser Gruppierung von Dupont und Yvert gegenüber steht eine Einteilung aller Fälle in drei Gruppen durch Sergent, auf dessen Abhandlung aus dem Jahr 1893 ich nunmehr etwas eingehender zurückkommen muss, da sie abgesehen von einer neuen Beobachtung eine sehr ausführliche und bis heute

völlig massgebende Übersicht über die Symptomatologie, Ätiologie, Genese und Differentialdiagnose unseres eigenartigen Krankheitsbildes bringt. Sergent unterscheidet folgende drei Gruppen:

1. Äusserlich sichtbare Tumoren ohne Exophthalmie — hierher zählt er die Fälle von Foucher, Mazel et Boniface, Yvert, Le Moine, Chisolm[1]).

2. Äusserlich sichtbare variköse Tumoren mit intermittierendem Exophthalmus; hierher gehören die Fälle von Schmidt und Magnus.

3. Intermittierender Exophthalmus ohne nachweisbare Tumoren in der Orbita; diese Gruppe umfasst die Fälle von Mackenzie, Grüning, Vieusse und von Sergent selbst.

Diese Einteilung entspricht vollständig den auch später noch festgestellten klinischen Thatsachen und dürfte, wenngleich uns auch noch die Bestätigung durch Sektionen fehlt, immerhin in Zukunft massgebend bleiben. Was allein bemängelt werden muss, ist die unvollständige Litteraturangabe in Sergents sonst so verdienstvoller Arbeit. Diese Lücke auszufüllen, soll der Zweck meiner Publikation sein, welche zunächst noch zwei eigene Beobachtungen und im Anschluss daran eine tabellarische Zusammenstellung aller bisher publizierten einschlägigen Fälle bringen wird. In der Tabelle habe ich einzelne kasuistische Mitteilungen nicht verwertet, von welchen es mir fraglich schien, ob sie in diese Kategorie von intermittierendem Exophthalmus

---

1) Der von Le Moine beschriebene Fall gehört gar nicht in diese Rubrik; denn es handelt sich um ein kavernöses Angiom der Haut und Bindehaut des oberen Lides, welches durch mehrfache Ignipunkturen mit Ferrum candens zerstört wurde. Der Fall von Chisolm bietet aber insofern eine Analogie zu unserem Krankheitsbilde, als in dem unteren Lide eine seit 18 Jahren langsam entstandene Geschwulst erst bei gebückter Kopf- und Körperhaltung sehr deutlich hervortrat, in Rückenlage und bei aufrechter Kopfhaltung verschwand.

Fig. 2.



R. A. Exophthalmus.

Fig. 1.



R. A. Enophthalmus.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

hineingehören. So hat von Santen einen Fall von hochgradigem Exophthalmus durch spontane Hämorrhagie in die Orbita mit absoluter Amaurose beschrieben. Der ophthalmoskopische Befund war anfänglich normal, später bestand Optikusatrophie. Der Exophthalmus ging rasch zurück, wiederholte sich aber im nächsten Jahre ohne gleichzeitige Sugillation der Umgebung des Auges wie das erste Mal. Durch Bücken des Kopfes konnte ein Hervortreten des Auges und Anschwellung der Gegend der Fascia tarso-orbitalis hervorgerufen werden, die nachher immer wieder rasch verschwand. Leber führt diesen Fall bei den Erkrankungen des Sehnerven im Handbuch von Gräfe-Sämisch Bd. V, pag. 805 an und nimmt einen kavernösen Tumor der Orbita als Ursache des Leidens an. Ich will dieser Erklärung nicht entgegentreten; auffallend und im Widerspruch mit den anderen Beobachtungen von kavernösen Orbitalgeschwülsten ist aber der Umstand, dass der anfangs eingetretene Exophthalmus sich wieder ganz zurückbildete und später nur intermittierend beim Bücken des Kopfes eintrat. Von den Fällen von intermittierendem Exophthalmus durch variköse Erweiterung der Orbitalvenen unterscheidet er sich durch die absolute Amaurose infolge Sehnervenatrophie. In dem Fall von L. Mayer bildete sich das Leiden an einem durch Optikusatrophie erblindeten Auge aus.

Ganz dunkel hinsichtlich ihrer Ätiologie ist eine Beobachtung von Gruss, bei welcher der Autor ein akutes Ödem des retrobulbären Gewebes annahm. Mir selbst scheint in diesem Fall als Ursache des Leidens eine Blutstauung im Gebiet der Vena ophthalmica superior sehr wahrscheinlich zu sein. In der Nacht entstand bei einem kräftigen, in der Mitte der Dreissiger stehenden Manne ein sehr starker rechtsseitiger Exophthalmus begleitet von einem beträchtlichen Ödem des Lides. Durch die Zerrung der Trigeminusfasern bestand eine heftige Neuralgie. Bald gesellten sich dazu heftiges Erbrechen, das den Charakter

des cerebralen Erbrechens hatte, Schwindelgefühl, Pulsverlangsamung bis auf 40 in der Minute. Die Beweglichkeit des Bulbus der erkrankten Seite war nur in so weit gehemmt, als dies die Protrusion desselben bedingen musste. Die Pupillen reagierten gegen Licht vollkommen prompt. Des Morgens liess das Erbrechen nach, die Pulsfrequenz hob sich, die Neuralgie besserte sich, der Exophthalmus fing an zurückzugehen. Am Abend waren die Erscheinungen subjektiv und objektiv geschwunden. Nach ca. 14 Tagen trat der Anfall infolge einer Aufregung wieder auf. Hofrat v. Bamberger stellte die Diagnose auf ein akutes retrobulbäres Ödem und empfahl mit Rücksicht auf die Adipositas des Patienten eine Marienbader Kur mit Diät, welche gewissenhaft durchgeführt wurde. Seither stellten sich noch Anfälle geringeren Grades ein, bei denen die cerebralen Erscheinungen sehr gering waren und das Erbrechen ganz ausblieb; sie kamen einmal infolge von psychischer Aufregung, zweimal infolge von physischer Überanstrengung zu stande. Seit dem letzten Anfall waren zwei Jahre vergangen, als der Autor darüber berichtete. Liegt es hier nicht nahe wegen der vollständigen schnellen Ausgleichung des recidivierenden Exophthalmus bei Beginn des Leidens mit cerebralen Symptomen an eine Affektion des Sinus cavernosus mit vorübergehender Stauung des Blutes im Bereich der Vena ophthalmica superior zu denken?

Was das klinische Krankheitsbild des intermittierenden Exophthalmus ohne nachweisbaren Tumor hinter dem Bulbus anlangt, so kann ich darüber in Übereinstimmung mit Sergent nach den vorliegenden Beobachtungen folgendes berichten.

In einer Reihe von Fällen tritt das bei aufrechter Kopfhaltung oder bei Rückenlage normal stehende Auge auf einer Seite ohne nachweisbare Veranlassung beim Bücken, bei Körperanstrengungen, bei angehaltener tiefer Exspiration oder bei Kompression der Jugularvenen um mehrere Millimeter aus der Orbita

hervor, ohne dass die Patienten dabei immer nennenswerte Schmerzempfindungen haben, abgesehen von dem Gefühl des Vorfalls, der Schwellung des Augapfels. Die Protrusion erfolgt oft nicht in gerader Richtung nach vorn, sondern der Bulbus ist dabei meist nach aussen und unten abgelenkt, ohne dass eine Muskellähmung oder eine stärkere Bewegungsbehinderung besteht. Diese Vortreibung wird nur ermöglicht durch die S förmige Krümmung des Sehnerven; sehen wir doch bisweilen bei Raufereien, worauf schon v. Arlt hingewiesen hat, eine Luxation des Auges zwischen die Lider eintreten, ohne dass dadurch das Sehvermögen geschädigt wird. Beim Aufrichten des Kopfes und in Rückenlage, beziehungsweise durch gelinden Druck, selbst durch einen kräftigen Lidschluss gleitet der Augapfel sofort wieder in seine frühere Lage zurück. An dem vorgefallenen Auge fühlt man weder eine Pulsation noch hört man jenes eigentümliche Geräusch über dem Bulbus und in dessen Umgebung wie beim pulsierenden Exophthalmus. Der intermittierende Exophthalmus ist und bleibt ferner immer nur einseitig; Sehstörungen treten dabei kaum je auf, ebensowenig lassen sich mit dem Augenspiegel während der Exophthalmie irgend welche Veränderungen der Gefässe im Augenhintergrund wahrnehmen. Hinter oder neben dem Bulbus kann unter Umständen ein venöser Tumor sicht- und fühlbar sein oder erst bei gebückter Kopfhaltung hervortreten; in einer grossen Reihe von Fällen vermisst man aber auch solch eine Geschwulst.

Mehrfach, und ganz speziell bei den Fällen ohne nachweisbaren Tumor in der Orbita, ist berichtet, dass das vorfallende Auge für gewöhnlich eigentümlich in die Augenhöhle eingesunken erschien, dass also ein gewisser Grad von Enophthalmus bestand, welcher eine gewisse Ähnlichkeit mit einem künstlichen Auge bedingt insofern, als auch die physiologische Tarso-Orbitalfalte des obern Lides erheblich vertieft ist und zuweilen Ptosis besteht. Die Ptosis kommt häufig auch erst beim Bücken

des Kopfes mit dem Exophthalmus gleichzeitig zur Entwickelung und schwindet beim Aufrichten des Kopfes. In einzelnen Fällen sind Bewegungsstörungen an dem befallenen Auge beobachtet. Gelegentlich war die Pupille desselben etwas erweitert.

Der Exophthalmus tritt meist ganz zufällig und plötzlich bei jugendlichen oder erwachsenen Personen während der Arbeit bei gebückter Kopf- oder Körperhaltung auf und wird dann regelmässig bei Einnahme dieser Position wieder beobachtet. Zuweilen treten Blutungen in die Lider oder Orbita durch Bersten eines Blutgefässes ein, welche den Exophthalmus zunächst vorübergehend erzeugen, später aber intermittierend sein lassen. Es handelt sich fast immer um früher gesunde Individuen, sowohl männlichen als auch weiblichen Geschlechts. In einem Fall von Gessner entwickelte sich der intermittierende Exophthalmus direkt im Anschluss an den Eintritt der Menses, bei dem ja wie früher angegeben, nach den Beobachtungen von Cohn ein Exophthalmus nichts Ungewöhnliches und die Folge von stärkerer Füllung der Orbitalvenen sein soll. Bei einzelnen Patienten soll dem Auftreten der intermittierenden Exophthalmie eine Verletzung verschieden lange Zeit voraufgegangen sein. — Männliche Personen sind etwas häufiger befallen gewesen als weibliche; rechtes und linkes Auge haben keinen Unterschied in der Häufigkeit der Anomalie erkennen lassen.

Die Prognose ist eine gute; denn selbst bei mehrere Jahrzehnte langem Bestehen des Leidens hat sich weder ein nennenswerter kosmetischer Nachteil, noch eine Störung der Beweglichkeit oder des Sehvermögens gezeigt. Einer Rückbildung ist das Leiden aber nicht fähig.

In Übereinstimmung mit Dupont, Sattler und Yvert führt Sergent den intermittierenden Exophthalmus auf eine variköse Affektion der Orbitalvenen, speziell der V. ophthalmica superior zurück. Als prädisponierende Ursache sieht er eine kongenitale lokale Anlage der Venen, möglicherweise eine

dünne und weniger widerstandsfähige Wandung derselben auf der betreffenden Seite an; dabei könnte eventuell auch eine Anomalie des Skeletts in der Fissura orbitalis superior beim Durchtritt der Vene die Veranlassung zur Behinderung der Blutcirkulation abgeben. Begünstigend auf das Zustandekommen der Venenerweiterung und der Lageveränderung des Auges könne ferner eine Abnahme des Orbitalfettzellgewebes und eine Auflockerung des Fascienapparates des Bulbus einwirken. Das Fehlen der Klappen in den Orbitalvenen erleichtere die Blutstauung.

Die Diagnose des intermittierenden Exophthalmus macht keine Schwierigkeiten, wenn man das Fehlen der Pulsation, der Geräusche und die Steigerung der Protrusion des Bulbus durch die Kompression der Jugularvenen berücksichtigt. Differentielldiagnostisch kämen vor allem der pulsierende Exophthalmus und das Angioma cavernosum der Orbita in Betracht. Auch bei dem pulsierenden Exophthalmus kann zuweilen bei gebückter Stellung des Oberkörpers, bei gewaltsamer Exspiration und durch Kompression der Jugularvenen ein stärkeres Hervortreten des Auges konstatiert werden, wie in einem Fall von de Vincentiis. Pulsation, hörbare Geräusche, die bei aufrechter Körperstellung und Rückenlage, sowie durch Druck nie völlig zu beseitigende Exophthalmie, die hochgradigen Stauungserscheinungen am Bulbus und in den Netzhautgefässen, sowie Sehstörungen werden immer wichtige diagnostische Hilfsmittel abgeben. In dem Fall von de Vincentiis lag eine angeborene Erweiterung der V. ophthalmica bei weiter Kommunikation derselben mit dem Sinus cavernosus dem Leiden zu Grunde.

Grössere Schwierigkeiten kann man hinsichtlich der Differentialdiagnose mit einem retrobulbären Cavernom haben. Hier wird besonders das konstante Bestehen eines gewissen Grades von Exophthalmus bei Rückenlage und bei aufrechter Stellung, das langsamere und unvollständige Zurücksinken des protrudierten Bulbus beim Übergang aus der gebückten in die auf-

rechte oder Rückenlage und der Nachweis eines mehr minder kompressibeln Tumors hinter dem Auge von Ausschlag gebender Bedeutung sein. Schliesslich treten bei stärkerem Wachstum der Geschwulst durch Kompression des Sehnerven Sehstörungen ein, welche man bei der Exophthalmie à volonté in der Regel vermisst. Zum Beweise für die grosse Ähnlichkeit des klinischen Krankheitsbildes bei retrobulbärem Cavernom und intermittierendem Exophthalmus führt Sergent einen Fall von Dolgenkow aus dem Jahr 1886 an, bei dem 14 Jahre zuvor ein Trauma stattgefunden, vor 7 Jahren zum ersten Mal der Exophthalmus bemerkt, eine Luxation des Auges vor 3 Jahren während eines Hustenanfalls aufgetreten war und durch Bücken, Anhalten des Atems, sowie durch Kompression der V. jugularis interna eine Steigerung des Exophthalmus erzielt wurde, während in Rückenlage nur eine unbedeutende Abnahme der Protrusion des Auges beobachtet werden konnte.

Einer der letzten Autoren in der Litteratur über den intermittierenden Exophthalmus, P. V. Richter, stellt sich im Anschluss an einen Fall aus der Münchener Augenklinik ganz auf den Standpunkt Sergents hinsichtlich der Gruppierung und Genese der Exophthalmie à volonté; einer Beobachtung von Gräfes und von Grüning, welch' letztere Sergent als der seinigen sehr ähnlich bezeichnet, weist er indessen entschieden mit Recht einen Platz an unter der Rubrik „Exophthalmus intermittens mit gleichzeitigem Cavernoma orbitae". Bei dem Fall v. Gräfes stützt er sich auf des Autors eigene Angaben — scharf gegen gesundes Gewebe sich abgrenzende Geschwulst, Bezeichnung derselben als cavernöser Tumor und Sichtbarkeit einer Prominenz im äusseren Augenwinkel bei aufrechter Körperhaltung —; Richter nimmt dabei einen Sitz des Cavernoms ausserhalb seiner Prädilektionsstelle an und erklärt das Fehlen eines dauernd bestehenden Exophthalmus durch Schwund des Orbitalfettzellgewebes. In dem Fall Grünings spricht die

Exophthalmie bei aufrechter Körperhaltung, das Vorhandensein von Kompressionserscheinungen an den Retinalgefässen und am Optikus, sowie die Unbeweglichkeit des protrudierten Auges nach der Ansicht Richters ebenfalls für die Annahme eines Cavernoms; eine normale Lage des Bulbus durch Druck desselben gegen das Orbitalpolster könne leicht vorgetäuscht worden sein.

Ob die Erklärung Richters zutrifft lässt sich natürlich nicht mit absoluter Sicherheit entscheiden; man könnte auch durch variköse Venenerweiterung um den Optikus, Gefässveränderungen in der Netzhaut und eine Alteration des Sehnerven selbst eintreten sehen. Zur Stütze dieser Annahme giebt es in der Litteratur anatomische Befunde. Ich verweise nur auf die Abbildungen von de Wecker, aus denen hervorgeht, wie hochgradig die Erweiterung der Orbitalvenen werden kann, und dass derartige Venen auch auf den Sehnerven einen Druck auszuüben im stande sind, lässt sich nicht von der Hand weisen. Welcher kolossalen Erweiterung die Venen bei pulsierendem Exophthalmus fähig sind, mögen folgende Zahlen beweisen. In einem Fall von Gendrin war die V. ophthalmica superior 9, die V. lacrymalis 6—7 mm dick; in einem Fall von Aubry war die V. ophthalmica superior kleinfingerdick und zeigte auf ihrem Wege durch die Orbita zahlreiche Schlängelungen. Aus der älteren Litteratur seien ebenfalls einzelne Mitteilungen über starke Varikositäten der Orbitalvenen angefügt. So findet sich in Siebolds Chiron, Bd. 3, pag. 375 ff., folgender Fall beschrieben. Bei einem 15 jährigen Knaben, welcher im 5. Lebensjahr nach Blattern eine Entzündung beider Augen gehabt und darnach Flecken auf dem linken Auge zurückbehalten, bald nachher Bauchwassersucht überstanden hatte, war das linke Auge ohne Schmerz und Sehstörungen hervorgetreten. Eine dem Auge in der Augenhöhle zunächst gelegene Blutader hatte eine so grosse Ausdehnung angenommen, dass dadurch der

Bulbus hervorgetrieben wurde. Nach einer teils durchs Messer, teils durch Ätzmittel vorgenommenen Zerstörung des Varix trat der Augapfel wieder in seine Normallage zurück. Siebold war mit dem bei der Operation anwesenden Anatomen Dr. Hesselbach dahin übereingekommen, dass diese variköse Ausdehnung in der Hirnaugenvene (V. ophthalmica cerebralis) ihren Sitz hatte; denn die fluktuierende, venöses Blut enthaltende, einem Bruchsack ähnliche Geschwulst nahm wie diese Vene am innern Augenwinkel ihren Anfang und verbreiterte sich schräg über den Sehnerv nach aussen.

M. J. A. Schön erwähnt in seinem Handbuch der pathologischen Anatomie des Auges, pag. 159, ebenfalls die Blutaderknoten der Orbitalvenen und schreibt: „Man hat sie zuweilen in den Venen des Auges und meistens durch sie einen Exophthalmus entstehen gesehen. So fand Morgagni (l. c. epist. 13 N. 6) Varikositäten in den Gefässen, die den Sehnerven umgaben und dadurch Amaurose herbeigeführt haben.“ Von einem Fall von wahrem Aneurysma beider Art. ophthalmicae mit pulsierendem Exophthalmus Guthries heisst es, dass die V. ophthalmica cerebralis sehr erweitert und da, wo sie durch die Fissura supraorbitalis durchtritt, durch eine bedeutende Anschwellung der vier geraden Augenmuskeln verschlossen war.

Schliesslich sei noch daran erinnert, dass v. Gräfe bei einem Fall von angeborenem Angiom der Orbita in einer Phlebektasie einen erbsengrossen Phlebolith nachgewiesen hat, und dass dieser Fall eine Analogie zu den Konkrementbildungen in varikösen Venen an anderen Körperstellen bietet.

Alle diese angeführten Thatsachen beweisen das Vorkommen variköser Venenerweiterungen an den Orbitalvenen und lassen die Möglichkeit zu, dass auch in dem Fall von Grüning der geringe Grad von Glotzauge am rechten Auge mit intermittierendem Exophthalmus durch hochgradige Venenektasieen veranlasst worden sein könnte. Mit Sicherheit lässt sich dies aber

nicht behaupten; denn obwohl ein Tumor hinter dem Bulbus nicht nachweisbar war, ist das Vorhandensein eines solchen doch möglich. Der Fall ist zweifelhaft.

Zum Schluss meiner Litteraturübersicht muss ich noch auf eine wenn auch nur indirekt hierher gehörende Beobachtung eingehen, welche neuerdings Jocqs publiziert, auf „dilatation veineuse de l'orbite" zurückgeführt und auf eine Stufe mit einem von de Wecker früher veröffentlichten Fall gestellt hat. Die Analogie schien ihm um so näher zu liegen, da bei seinem Patienten gleichfalls „par la compression extraorbitaire", nämlich durch Druck auf die Gegend des inneren Augenwinkels sofort das Geräusch verschwand. Der Kranke selbst hatte diese Entdeckung gemacht; ja es genügte dazu sogar die Augenbraue zu reiben oder das Pince-nez etwas hoch in den Augenwinkel aufzusetzen. Was nun den Fall von Jocqs anlangt, so hatte der 51jährige Patient keine Verletzung erlitten; er war ein Jahr zuvor eines Morgens mit einem eigentümlichen Geräusch im linken Ohr erwacht, welches ihn den ganzen Tag über, besonders aber Nachts sehr stark genierte. Zuerst konsultierte er einen Ohrenarzt, welcher nur geringe Rötung fand, darauf Jocqs, welcher eine geringe Protrusion des linken Auges, mehrere stark erweiterte und geschlängelte konjunktivale Venen, normale Augen- und Lidbewegungen konstatierte, weder Pulsation noch Geräusche mit der aufgelegten Hand wahrnehmen konnte. S war 1. Bei der Augenspiegeluntersuchung ergab sich eine mässige Erweiterung der V. centralis retinae. Die Venen der Lider und Stirn waren nicht erweitert. Kompression der Carotis war wegen grossen Fettreichtums am Halse schwer ausführbar, brachte aber das Geräusch zum Schwinden. Jocqs diagnostizierte ebenso wie Panas einen retrobulbären Gefässtumor. Im Verlauf der nächsten Zeit nahm der Exophthalmus noch etwas zu, blieb dann aber stationär, während das Geräusch sich verringerte, ja sogar für mehrere Tage verschwand, um dann wieder

aufzutreten. Die Behandlung bestand in häufiger Kompression der Carotis. Am interessantesten und für die Diagnose der Art des fraglichen Tumors von Wichtigkeit war die Sistierung des Geräusches durch extraorbitären Druck. In de Weckers Fall geschah dies durch Druck auf die erweiterte V. supraorbitalis; bei dem Kranken von Jocqs war ein erweitertes venöses Gefäss nicht vorhanden, aber Druck auf die Gegend des inneren Augenwinkels, wo man die Wurzel der V. ophthalmica superior zu suchen hat, hatte denselben Erfolg d. h. die Unterdrückung des Geräusches. De Wecker nahm an, dass die Pulsation von der Arterie auf die erweiterte, ihr aufliegende Vene übertragen würde. Dieser Kompression der Arterie durch die erweiterte V. ophthalmica schreibt Jocqs die Entstehung jenes Geräusches zu. Komprimiere man nun die Wurzel der V. ophthalmica, behindere man die Blutzufuhr, so entleere sich die Vene; sie komprimiere die Arterie nicht weiter und das Geräusch höre auf. Die Entleerung der Vene sei jedoch nicht so hochgradig, dass der Exophthalmus beseitigt werde. Auf die Sistierung des Geräusches durch Kompression der Zuflüsse zur V. ophthalmica stützt Jocqs seine Diagnose der Dilatation der V. ophthalmica, die entweder durch eine Verletzung (Fraktur durch die Fissura supraorbitalis) oder durch eine Endophlebitis veranlasst werden könne.

Jocqs vergleicht diesen Fall ferner mit den Beobachtungen von intermittierendem Exophthalmus bei gebückter Kopfhaltung oder bei Kompression der Jugularvenen, obwohl dabei niemals ein Geräusch verzeichnet ist. Dass beim Kopfbücken das Blut sich in dem varikösen Hohlraum anhäufe, sei leicht zu begreifen. Bei Kompression der Jugularvene könne das Blut in den Hirnsinus oder in der V. facialis stauen, im letzteren Fall auch in der V. ophthalmica, mit der sie durch die V. angularis kommuniziere; auf diese Weise könne Exophthalmus entstehen. Ein Geräusch könne unter diesen Umständen zunächst fehlen

und erst dann auftreten, wenn die Dilatation der V. ophthalmica so umfangreich geworden sei, dass die Art. ophthalmica komprimiert werde. Die Möglichkeit, dass die Erklärung von Jocqs zutrifft, kann ich nicht leugnen, indessen bleibt das Fehlen der Exophthalmie beziehungsweise das Vorhandensein von Enophthalmus bei intermittierendem Exophthalmus während aufrechter Kopf- und Körperhaltung unaufgeklärt, während in seinem Fall ein gewisser Grad von Protrusion des Auges bestand; man müsste denn einen erheblichen Fettschwund in der Orbita supponieren oder annehmen, dass die Dilatation der Venen bei dem intermittierenden Exophthalmus nur unbedeutend sei im Verhältnis zur Ausdehnung derselben bei seinem und de Weckers Patienten. Wie sich in diesen beiden Fällen der Exophthalmus bei Kopfneigung und Kompression der Jugularvenen verhalten hat, ist aus der Publikation von Jocqs nicht ersichtlich. Mir scheint deshalb eine Konfundierung dieser Beobachtungen mit denen von intermittierendem Exophthalmus nicht angebracht zu sein; denn gerade der Vorfall eines in normaler Lage befindlichen oder sogar leicht eingesunkenen Auges bei gebückter Haltung des Kopfes und bei Kompression der Jugularvenen hat dem ganzen schon von Dupont und Sattler abgesonderten Krankheitsbilde ein ganz charakteristisches, differentiell-diagnostisch sehr wichtiges Gepräge verliehen. Übrigens hat bereits Sattler gegenüber dem Fall von de Wecker und dessen Erklärung des Zustandekommens der Pulsation sowie der Geräusche Stellung genommen in seiner Monographie über den pulsierenden Exophthalmus und darin die Ansicht vertreten, dass die einfache Kompression der Arterie durch die erweiterte V. ophthalmica unmöglich dieses Krankheitsbild des pulsierenden Exophthalmus hervorrufen könne, dass vielmehr in dem Fall de Weckers voraussichtlich eine vielleicht nur unbedeutende und bei der Sektion nicht bemerkte Kommunikation zwischen der Carotis interna und dem Sinus cavernosus bestanden habe.

Bei dem Kranken von Jocqs kommt noch hinzu, dass die Kompression der Carotis das Geräusch zum Schwinden brachte und auch einen günstigen Einfluss auf das ganze Leiden gehabt haben soll, wie dies beim pulsierenden Exophthalmus ebenfalls beobachtet ist.

Was nunmehr meine beiden eigenen Beobachtungen anbelangt, so handelte es sich in dem ersten Fall, welcher am 2. September 1896 zur Klinik kam, um einen 39jährigen Eisenbahnstationsassistenten. Derselbe hatte eine beiderseitige Hypermetropie r. + 1,0 D, l. + 1,25 D, normale Sehschärfe; und asthenopische Beschwerden, gegen welche ihm eine Brille verordnet wurde. Als ich im Fortgehen den Kranken sah, teilte mir mein Assistent Dr. Nieser mit, dass er bei dem Patienten eine Insuffizienz des R. superior von ca. 12° gefunden und beim Bücken einen Exophthalmus beobachtet habe, welcher nach dem Aufrichten sehr schnell wieder schwand. Die rechte Gesichtshälfte sah dabei etwas gerötet und turgescent aus, wenn der Exophthalmus beim Bücken auftrat. Ich überzeugte mich von der Richtigkeit der Beobachtung, konnte den Fall indessen aus Mangel an Zeit nicht mehr genauer untersuchen. Herr M. versprach mir später noch einmal zu einer eingehenderen Besichtigung wiederzukommen, ist indessen nicht mehr erschienen. Auf eine schriftliche Anfrage hat er mir geantwortet, dass seine Augen früher immer von guter Beschaffenheit waren, dass er erst seit zwei Jahren ohne nachweisbare Veranlassung, möglichenfalls durch angestrengte Arbeit bei elektrischem Licht sein Augenleiden bekommen habe. Im Jahre 1886/87 habe er an Gelenkrheumatismus gelitten; zur Zeit sei er gesund bis auf einen starken Katarrh, der seit drei Wochen bestehe, ausserdem habe er, wie wohl alle seine Amtsgenossen, zeitweise mehr oder weniger an Hämorrhoiden zu leiden. Ein Tumor war in diesem Fall weder sicht- noch fühlbar, wenn der Patient stand oder sich

bückte. Ich nahm damals eine variköse Erweiterung der Orbitalvenen als Ursache an.

Ausführlicher und genauer ist meine Beobachtung und die Krankengeschichte von dem 2. Fall.

Der 24jährige Tapezier W. L. aus Wetzlar stellte sich mir am 30. November 1896 zum erstenmal in der Poliklinik vor wegen heftiger Schmerzen, welche ihn seit zwei Tagen in seinem rechten Auge befallen hatten und an einen eigentümlichen Anfall erinnerten, den er im Jahr 1891 in Marburg durchgemacht hatte. Nach seiner Aussage sei zu jener Zeit plötzlich nach einem heftigen Schmerzanfall das rechte Auge aus der Augenhöhle vorgetreten; dieser Vorfall sollte sich seit der Zeit regelmässig beim Bücken wiederholt haben.

Bei der Erhebung der genaueren anamnestischen Daten wusste er aus seiner Kindheit nur anzugeben, dass er einmal auf eine Flasche gefallen sei und von dieser Verletzung eine Narbe am Bauch unterhalb des Nabels zurückbehalten habe. Sein Vater soll an Phthise gestorben sein. Im Jahr 1886 sei er selbst wegen Blutens aus Mund und Nase behandelt. Anfangs seien diese Blutungen sehr häufig, meist 10mal am Tage aufgetreten, später weniger oft, vor zwei Jahren etwa dreimal täglich und seit zwei Jahren hätten sich dieselben bis jetzt nicht mehr wiederholt. Im Jahr 1890 sei er zuerst wegen Lungenleidens in Marburg behandelt, u. a. auch mit Tuberkulineinspritzungen; während dieser Kur sei er im Februar 1891 in einer Nacht plötzlich unter Schmerzgefühl im rechten Auge erwacht und als er nach dem Auge fühlte, habe er ein Hervortreten desselben bemerkt. Am nächsten Tage sei wieder alles gut gewesen. Nach vier Tagen habe sich dieser Anfall wiederholt; er sei dabei schwindlig geworden, ausserdem solle das Auge blutunterlaufen gewesen sein. Infolge dieser Komplikation habe er sich in Marburg in der Augenklinik behandeln lassen. Ob er damals einen starken Husten gehabt habe, wusste er sich nicht zu ent-

sinnen; aus Ermangelung einer anderen Ursache schrieb er den Tuberkulineinspritzungen die Hauptschuld an seinem Zustand zu. Wegen seines Auges soll er vom Militärdienst befreit worden sein. Frische ähnliche Anfälle sollen seit 1891 nicht vorgekommen sein, nur blieb ein Hervortreten des rechten Auges beim Bücken zurück, während bei aufrechter Haltung oder Rückenlage des Körpers die Stellung des Auges eine normale gewesen sei. Auch bei rechter Seitenlage, bei erschwertem Stuhlgang, während Obstipation und beim Coitus, sowie bei schweren körperlichen Anstrengungen trete das Auge regelmässig hervor.

Patient ist von mittlerer Grösse, schlank gebaut, hat einen schwachen Panniculus adiposus, frische Gesichtsfarbe, regelmässigen Puls. An seinem Herzen ergiebt die Untersuchung durchaus normale Verhältnisse; der Urin ist ebenfalls normal. Über der rechten Lungenspitze besteht noch eine geringe Dämpfung. Er hat in letzter Zeit weder Husten noch Hämoptoe gehabt. Keine Varicocele, keine sichtbaren Venenerweiterungen an Armen oder Beinen. Auf der Haut der Brust befindet sich über dem Processus xiphoideus ein gerstenkorngrosses, rundliches etwas prominentes Angiom; darüber sieht man in einigem Abstand noch zwei kleine stecknadelkopfgrosse, anscheinend in der Entwickelung begriffene, noch kaum prominente blutrot verfärbte Flecken, in der Entstehung begriffene Teleangiektasien. Die Haut der Wange ist leicht gerötet. In der Haut des rechten inneren Augenwinkels und unter dem rechten äusseren Augenwinkel sieht man eine etwas stärker ausgesprochene Vene. Bei gewöhnlicher aufrechter Stellung des Kopfes (s. Fig. 1) erscheint das rechte Auge etwas tiefer in der Augenhöhle liegend als das linke, und die Tarso-Orbitalfalte im oberen Augenlide etwas vertieft, so dass das Auge eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Oculus arteficialis hat. Seine Beweglichkeit ist nach allen Richtungen normal, ebenso das Sehvermögen für Ferne und Nähe und der Farbensinn. Bei der Augenspiegeluntersuchung be-

merkt man am Rande der physiologischen Exkavation der im übrigen normalen Papille einen deutlichen Venenpuls in physiologischer Breite. Die Venen erscheinen rechts vielleicht etwas stärker gefüllt als links, nicht geschlängelt, die Arterien von normalem Kaliber.

Für gewöhnlich erscheint der rechte Augapfel ebenso blass wie der linke. Senkt Patient den Kopf, noch mehr aber, wenn er den Rumpf in der Taille rechtwinklig nach vorn beugt, so bemerkt man bereits nach 7 bis 8 Sekunden eine eigentümliche Turgescenz und bläulichrote Verfärbung der rechten Gesichtshälfte (cfr. Fig. 2); das obere Augenlid schwillt an und senkt sich etwas, so dass die Lidspalte kleiner wird. Die vorher bereits sichtbaren, oben näher bezeichneten kleinen Hautvenen füllen sich wie ein paar Venen der Stirn sehr stark. Dabei tritt der Augapfel um fast 1 cm nach vorn vor (cfr. Fig. 2); er ist gleichzeitig etwas nach unten und aussen abgelenkt. Die Gefässe der Conj. bulbi sind ziemlich stark gefüllt. Nach 8—10 Sekunden beim Aufrichten lässt die Turgescenz der Gesichtshaut und der Lider nach, der Augapfel blasst ab und es tritt wieder der geringe Enophthalmus ein. Beim Vortreten des Bulbus besteht weder Schmerz, noch eine Sehstörung, noch eine Behinderung der Beweglichkeit. Die Pupille bleibt normal weit, eine stärkere Füllung der Hintergrundsvenen oder lebhaftere Pulsation tritt nicht ein. Man fühlt weder noch sieht man während des Exophthalmus oder Enophthalmus hinter oder neben dem Bulbus einen Tumor oder Venenstränge. Ebenso wenig kann man ein Geräusch bei der Auskultation der Orbita und ihrer Umgebung hören.

Evident ist der Exophthalmus sowie die Turgescenz der Gesichtshaut und der Lider bei der rechten Seitenlage. In sehr geringem Grade ist dieses Symptomenbild durch Kompression einer Jugularvene zu erzeugen; bei Kompression beider Jugularvenen tritt der Symptomenkomplex viel deutlicher hervor, aber

er erreicht nicht den hohen Grad wie beim Bücken des Oberkörpers. Übt man während des Bückens einen Druck auf das obere Lid in der Gegend der Trochlea aus, ohne den Bulbus zu berühren, so wird der Exophthalmus nicht so deutlich. Ist das Auge bei dem Bücken hervorgetreten und legt man dann wieder bei aufrechter Körperhaltung leise die Hand auf das rechte Auge, so fühlt man deutlich, wie dasselbe förmlich in die Augenhöhle zurückfällt. Eine einfache Orbikulariskontraktion genügt gleichfalls, um den Exophthalmus in den gewöhnlichen Enophthalmus umzuwandeln. Nach dem Aufrichten des Kopfes verschwindet übrigens die Divergenz des Auges zuerst.

Auf Grund dieses Befundes diagnostizierte ich einen intermittierenden Exophthalmus dexter durch variköse Erweiterung der Orbitalvenen bei gewöhnlich vorhandenem Enophthalmus infolge Abnahme des Orbitalfettes. Den Patienten demonstrierte ich in meiner klinischen Vorlesung und in der Sitzung der medizinischen Gesellschaft vom 8. Dezember 1896.

Nachträglich stellte ich noch bei Herrn Geheimrat Mannkopf und Herrn Kollegen Hess weitere Nachforschungen über den Befund bei dem Patienten während seiner Kur in den Marburger Kliniken an. Von Herrn Geh. Rat Mannkopf erhielt ich folgende Notizen aus dem Journale der Marburger Poliklinik, für die ich auch an dieser Stelle bestens danke.

20. X. 90. Vater an Phthise gestorben. Husten, Heiserkeit. R. Spitze leicht gedämpft, Atmungsgeräusch sakkadiert, verschärftes Exspirieren, leichtes Rasseln. Ord.: Kreosotpillen, Inhalationen.

18. XII. 1891. Pat. ist vom 27. XI. 90 bis Ende Januar 1891 mit Kochschen Injektionen behandelt worden; er hat stark darauf reagiert, ist auch während der Behandlung heiser geworden. In der Folgezeit hat sich Pat. sehr wohl gefühlt. Rechts hinten oben noch ganz leichte Abdämpfung, Atmungs-

geräusch hier etwas abgeschwächt; links hinten oben etwas rauh, keine Rasselgeräusche.

29. I. 92. Das rechte Auge tritt vor beim Bücken. Besserung nach mehrfacher Faradisation des Auges; Anode auf das Lid gesetzt. Auf Wunsch: Kreosot, Leberthran.

26. II. Rechts hinten oben Atmungsgeräusch sehr abgeschwächt. Sonst nichts.

Ebenso bin ich Herrn Kollegen Hess zu grossem Dank verpflichtet für die freundliche Überlassung der Krankengeschichte aus der Augenklinik, welche mir eine wichtige Aufklärung über die Entwickelung des Augenleidens brachte. — Ich teile dieselbe mit gütiger Erlaubnis hier zum weiteren Verständnis für die Pathogenese des Zustandes mit. In Marburg war übrigens seiner Zeit die Diagnose auf periodischen Exophthalmus infolge von retrobulbärer Hämorrhagie (venöses Angiom der Orbita?) gestellt. Aus der dort erhobenen Anamnese sei noch mitgeteilt, dass der Vater an Phthisis gestorben war, dass Patient selbst am 5. Februar 1891 in die Marburger Augenklinik recipiert wurde. Er hatte damals angegeben, dass er im Jahre 1886 wegen häufigen Blutens aus Mund und Nase behandelt, seit zwei Jahren lungenleidend gewesen und seit dem 17. XII. 90 deshalb mit Koch'schen Tuberkulininjektionen behandelt worden sei. Seit einem Jahr habe er öfters an diffusen Schmerzen im rechten Auge zu leiden gehabt; es habe ihm ferner den Eindruck gemacht, dass der Augapfel jedesmal, wenn er sich bücke, etwas hervortrete, ebenso bei starken Anstrengungen. Die Schmerzen seien an Häufigkeit und Stärke sehr wechselnd gewesen, das Sehvermögen solle nicht gelitten haben. Seit etwa drei Wochen sollen die Schmerzen häufiger und stärker geworden sein, auch meinte er, dass seit der Zeit das rechte Auge dauernd etwas dicker sei, dass ferner das obere Lid etwas herabhing. Vor ca. acht Wochen nun stellten sich plötzlich ohne nachweisbare Ursache ungewöhnlich heftige Schmerzen ein, das Auge trat erheblich stärker vor, das obere

Lid sank mehr herab, die Beweglichkeit war nach allen Seiten eingeengt und schmerzhaft. Gleichzeitig fühlte sich Patient sehr unwohl, schwindelig und müde; er hatte öfters Erbrechen und musste sich zu Bett legen. Es wurden kalte Umschläge gemacht. Darauf soll in einem Tag nicht nur der Schmerz aufgehört haben, sondern die ganze Vortreibung des Auges und die anderen Symptome geschwunden sein. Patient soll am anderen Tage angeblich wieder ganz wohl gewesen sein. Eine Verfärbung der Lider oder der Bindehäute habe er nicht bemerkt. Die jetzigen ganz akuten Erscheinungen sollten während einer Reaktion auf Kochsche Lymphe eingetreten sein. Am 4. II. hätten sich dieselben Erscheinungen wieder einzustellen begonnen und allmählich zugenommen. Als Patient in die Marburger Klinik aufgenommen wurde, hatte der Prozess bereits seinen Höhepunkt erreicht. Der Kranke war schwächlich, sehr blass, seine Gesichtsfarbe fast grünlich, Lippen anämisch; Patient war benommen, einer Ohnmacht nahe. Dieselbe stellte sich auch nach kurzer Zeit ein. Nach dem Erwachen bestand Übelkeit, Schwindel, Erbrechen galligen Schleimes. Der Kranke fühlte sich sehr elend, Puls 56, Atmung nicht verlangsamt. Rechts mässiger Exophthalmus, Auge etwas nach aussen abgelenkt, in mässiger Abduktionsstellung; Beweglichkeit nach allen Seiten eingeengt, am stärksten nach oben, unten und aussen, am wenigsten nach innen. Abducenslähmung bestand nicht; es erfolgten leichte Raddrehungen im Sinne der Obliqui. Ptosis incompleta, geringe Mydriasis, doch reagiert die Pupille, wenn auch etwas träger als links. Akkommodation normal. Ophthalmoskopisch Erweiterung und Schlängelung der Netzhautvenen, keine Pulsationen. Auch die dem Bulbus zunächst gelegenen Weichteile der Orbita schienen vorgetrieben; eine umschriebene Resistenz liess sich nicht palpieren. Passiv war der Bulbus nach allen Seiten sehr ausgiebig beweglich.

Bis nachmittags drei Uhr blieben die Symptome unverändert.

Patient hatte öfters Erbrechen, heftige Kopfschmerzen. Dann stellte sich eine leicht bläuliche Sugillation der Haut des Unterlides im inneren Winkel ein. Dieselbe nahm an Ausdehnung zu, während der Exophthalmus und sämtliche andere Erscheinungen deutlich abnahmen.

Abends sechs Uhr war noch geringer, aber deutlicher Exophthalmus vorhanden, die Ptosis kaum mehr nachweisbar, die Beweglichkeit des Auges nach allen Seiten ausgiebiger, die Pupille noch etwas weiter, keine deutliche venöse Netzhauthyperämie mehr. Stellung des Auges ziemlich richtig. Innen war die Haut des Unterlides wallnussgross blaugrün sugilliert, die Conjunctiva nicht verändert. Bei Kompression der rechten Carotis trat keine sichtbare Änderung am Auge ein; auch subjektiv gab Patient rechts das gleiche Gefühl wie links bei Kompression an.

In den nächsten Tagen verringerte sich die Protrusion, welche beim Bücken regelmässig etwas zunahm. Die innere Hälfte des unteren Lides blieb noch Tage lang blau sugilliert. Am 13. XI. 91 und 15. XII. 91 wurde der Exophthalmus noch beim Bücken neben praller Schwellung der Lider bemerkt. S. war = 1, die Akkommodation normal, die rechte Pupille noch etwas weiter, ihre Reaktion erhalten.

Über die Pathogenese des periodischen Exophthalmus à volonté bei meinem ersten Patienten vermag ich bei der nur oberflächlichen Untersuchung und Beobachtung desselben keine sicheren Angaben zu machen; besonders bin ich ausser stande die Insufficienz des R. superior auf dem rechten Auge richtig zu deuten. Man könnte vielleicht an einen kavernösen Tumor als Ursache der Beweglichkeitsbeschränkung dieses Muskels denken, indessen vermochte ich von einer Geschwulst hinter dem Auge nichts zu entdecken. Diese Annahme scheint mir ferner mit Rücksicht auf die sonst normale Stellung des rechten Auges nicht sehr wahrscheinlich zu sein — ich möchte vielmehr auch in diesem Fall eine variköse Venenerweiterung in der Orbita

als Ursache des intermittierenden Exophthalmus beim Bücken beschuldigen.

Diese Ätiologie scheint mir aber in dem zweiten Fall über jeden Zweifel erhaben zu sein. Dass die Kur mit den Koch-schen Tuberkulininjektionen in einem direkten Zusammenhang mit dem intermittierenden Exophthalmus und den späteren Beobachtungen in der Marburger Augenklinik gestanden hat, möchte ich bezweifeln. Die retrobulbäre Hämorrhagie scheint mir ein Beweis dafür zu sein, dass damals bereits eine Dilatation und Verdünnung der Orbitalvenen bestand, welche hierdurch zum Bersten aus geringfügigem Anlass, vielleicht infolge eines Hustenanfalles, disponiert waren. Durch den Husten tritt ja bekanntlich eine Anschwellung der Venen des kleinen Kreislaufs ein; Donders hat ferner eine Ausdehnung der extra- und retrobulbären Venen bei forciertem kräftigem Exspirationsdruck unter normalen Verhältnissen nachgewiesen und gesehen, dass, wenn der Exspirationsdruck eine Zeit lang anhielt, der Augapfel nach vorn tritt. Wir können uns hiernach wohl vorstellen, dass bei bestehender Dilatation der Orbitalvenen und gleichzeitiger Verdünnung ihrer Wände während des Hustens die Ausdehnung so stark werden kann, dass ein Gefäss platzt und eine retrobulbäre Blutung erfolgt. Bei normaler Beschaffenheit der Venen dürfte eine solche Ruptur während des Hustens wohl kaum eintreten; nur beim Keuchhusten sind diese Gefässrupturen beobachtet, hier sind die Hustenanfälle aber jedenfalls viel bedeutender, als sie es je bei unserem Kranken waren. Derselbe wusste sich nicht zu entsinnen in der betreffenden Nacht, als die Hämorrhagie entstanden war, einen stärkeren Hustenanfall gehabt zu haben. Er hat nur angegeben, dass er bereits seit einem Jahr zuvor an diffusen Schmerzen im rechten Auge gelitten und den Eindruck gehabt habe, dass ihm beim Bücken oder bei starken Anstrengungen das rechte Auge etwas vortrete.

Die retrobulbäre Hämorrhagie dürfte im Verein mit der

Venenerweiterung die Veranlassung zu einem allmählichen Schwund des Orbitalfettzellgewebes und auf diese Weise später auch zur Ausbildung des Enophthalmus gewesen sein.

Für die Annahme einer kongenitalen Anlage zur Dilatation der Orbitalvenen scheint mir auch das Auftreten multipler kleiner teleangiektatischer Tumoren in der Haut über dem Sternum zu sprechen. Wenn ein kavernöser Tumor in der Orbita die Veranlassung für den intermittierenden Exophthalmus bei diesem Kranken wäre, so würde der unter gewöhnlichen Verhältnissen bestehende Enophthalmus geradezu unverständlich sein. Bei dem bereits mehrere Jahre bestehenden Zustand sollte man eher einen wenn auch nur geringgradigen Exophthalmus schon bei aufrechter Kopfhaltung erwarten, sobald ein Kavernom hinter dem Bulbus vorliegen würde.

Die starken Blutungen aus Nase und Mund sprechen ebenfalls für eine lokale Disposition der venösen Gefässwände zur Dilatation und zu spontanen Rupturen, speziell für eine abnorme Dünnheit derselben. Man dürfte deshalb nicht fehlgehen in der Annahme, dass auch in den anderen Zuflüssen der V. ophthalmica superior und in ihr selbst eine abnorme Dünnheit und Nachgiebigkeit der Gefässwandung bestanden hat. Nach Gurwitsch gehören nämlich die Ethmoidalvenen zu den Zuflüssen der V. ophthalmica superior. Gerade bei der V. ophthalmica superior und ihren zahlreichen Aesten liegen die Chancen für eine Varikositätenbildung besonders günstig. Zunächst sind diese Gefässe nach den übereinstimmenden Angaben aller Autoren, welche sich mit ihrer Untersuchung beschäftigt haben (Seesemann, Merkel, Gurwitsch) klappenlos; ferner zeigt die V. ophthalmica superior in ihrem ganzen Verlauf vielfache natürliche Verbreiterungen und Verengerungen ihres Lumens, wie die Beschreibungen von Merkel und Gurwitsch ergeben, eine besondere Enge des Gefässes besteht z. B. vor ihrer Einmündung in den Sinus cavernosus, also an einer Stelle, an welcher auch

Sergent besondere prädisponierende Momente für Strombehinderung des Blutes vermutet hat. Dass an diesem Ort thatsächlich Veränderungen eintreten können, welche ein Cirkulationshindernis und die Veranlassung zu Blutstauungen abgeben können, beweist die Litteratur. In einem Fall von Guthrie mit wahrem Aneurysma beider Artt. ophthalmicae war die V. ophthalmica cerebralis ebenfalls sehr erweitert und da, wo sie durch die Fissura orbitalis superior hindurchtritt, durch eine bedeutende Anschwellung von fast knorpelartiger Härte verschlossen, welche nach Mackenzie zum Vortreten des Auges ebenso viel beigetragen haben soll als die erweiterten Gefässe. An dieser Stelle der abnormen Verengerung der Vene können leicht durch chronische Endophlebitis neue Stromhindernisse entstehen und zu einer Venendilatation führen.

Die variköse Erweiterung der Venen allein vermag indessen noch nicht das Zustandekommen des intermittierenden Exophthalmus zu ermöglichen; eine weitere Bedingung für das Hervortreten und Zurücksinken des Auges ist die Erschlaffung des Fascienapparates, durch welchen der Bulbus im vorderen Abschnitt der Orbita fixiert und in der Schwebe erhalten wird. Der Unterschied der Lage des Augapfels bei aufrechter und geneigter Kopfhaltung ist um so grösser, je tiefer unter gewöhnlichen Verhältnissen das Auge in der Orbita liegt. Fettschwund bedingt nicht nur einen gewissen Grad von Enophthalmus, den wir mehrfach in diesen Fällen angegeben finden; derselbe erleichtert im Zusammenhang mit der bei jeder Kopfneigung während der Arbeit eintretenden Protrusion des Auges die Auflockerung und Erschlaffung des Fascienapparates. Der Fettschwund ist eine Kompressionserscheinung, welche durch die abnorme Füllung der varikösen Venen während der Protrusion des Auges begünstigt wird.

Zu besonderen therapeutischen Massnahmen hat dieser Zustand des intermittierenden Exophthalmus noch nicht geführt.

Man hat Injektionen mit Ferrum sesquichloratum mit Erfolg gemacht, ja es ist schon darauf hingewiesen, dass die operative Beseitigung der varikösen Venen im gegebenen Fall bei strenger A- resp. Antisepsis nichts Bedenkliches haben dürfte; wird doch auch die doppelte Unterbindung und Exstirpation variköser Venen an den unteren Extremitäten mit Erfolg ausgeführt. Bei dieser Gelegenheit dürfte zuerst eine Bestätigung für die Annahme der varikösen Venenerweiterung als Ursache unseres Krankheitsbildes erhofft werden können, wenn uns nicht sonst zufällig die Sektion eines einschlägigen Falles die nötige Aufklärung bringt.

Nachfolgend gebe ich nun eine tabellarische Übersicht über 18 Fälle aus der Litteratur excl. meiner eigenen Beobachtungen. Bei 6 Patienten lag ein Tumor vor, bei den übrigen fehlte derselbe; 10 mal wurde im letzteren Fall Enophthalmus konstatiert.

Tabelle.

Nr.	Autor	Geschlecht	Alter	Auge	Entstehung	Symptome und Verlauf
1.	Foucher et Nélaton	W.	37	L.	Seit 1 Jahr schmerzloser Tumor im inneren Abschnitt des oberen Augenlides unterhalb des Augenhöhlenrandes in der Orbita	Patientin litt von Jugend auf an einer beträchtlichen Vergrösserung der Schilddrüse. Bei aufrechter Kopfhaltung war der Tumor nicht sichtbar. Lidhaut normal, weder Pulsation noch Tumor sichtbar. Sobald die Patientin den Kopf bückte, sah man sofort an der bezeichneten Stelle eine Geschwulst von der Grösse einer kleinen Wallnuss; dieselbe war schmerzlos, weich, eindrückbar, fluktuierte, zeigte keine Pulsationen, kein Geräusch. Sie vergrösserte sich bei starker Exspiration und verkleinerte sich bei tiefer Inspiration. Sie erschien bei Kompression der V. jugularis, speziell der linken Seite, wenn die Frau weinte oder in Zorn geriet. Der Tumor verschwand in einigen Minuten beim Aufrichten des Kopfes.

Nr.	Autor	Geschlecht	Alter	Auge	Entstehung	Symptome und Verlauf
						Das Auge war ein wenig in seinen Bewegungen behindert. Schnelle Ermüdung des Sehens, wenn die Geschwulst ihren grössten Umfang erreicht hatte; Trübung desselben beim Versuch zu arbeiten. Völlige Heilung durch Injektionen von Liquor ferri sesquichlorati.
2.	Mazel und A. Boniface d'Anduze	M.	14	R.	Vor 3 Jahren Wurf gegen den untern äussern Augenumfang mit Bovist	3 Monate nach der Verletzung trat beim Bücken ein mandelgrosser Tumor im unteren Augenlid ohne Schmerz und Sehstörung auf, welcher bei aufrechter Kopfhaltung wieder verschwand. Der Tumor war weich, hatte blaue Farbe, pulsierte nicht und liess sich sogleich zurückdrücken. Auge und Sehvermögen waren normal. Bei rechter Seitenlage wurde die Geschwulst grösser, bei linker Seitenlage kleiner, verschwand aber nicht ganz. Bei aufrechter Stellung fühlte man an Stelle der für gewöhnlich nicht sichtbaren Geschwulst eine Vertiefung in dem normal gefärbten unteren Lide, in welche man bequem die Zeigefingerspitze eindrücken konnte; die Delle verschwand nur langsam und unvollständig. Erst beim Bücken wurde der Tumor sichtbar, gleichzeitig drängte er den Bulbus etwas nach einwärts; die Lidhaut erschien dabei bläulich verfärbt.
3.	v. Gräfe	W.	30	R.	Die gravide Patientin bemerkte jüngst beim Bücken, dass eine Geschwulst am äusseren Augenwinkel zwischen den Lidern hervortrat und beim Aufrichten wieder verschwand	Unter dem oberen Lid fand sich eine halbhaselnussgrosse, kirschrote Geschwulst temporalwärts hinter der gesunden Übergangsfalte. Sie war weich, kompressibel und verschwand bei leisestem Druck. An ihrer Oberfläche zeigten sich hart unter der Bindehaut mehrere knollenförmig zusammengewundene Gefässe. Sie pulsierte nicht, war aber ausserordentlich schwellbar. Das Hervortreten des Tumors beim Bücken rührte teils von einer Vermehrung seines eigenen Volumens, teils von der venösen Schwellung des Orbitalfettzellgewebes her; es erfolgte auch bei Kompression der Jugular-

Nr.	Autor	Geschlecht	Alter	Auge	Entstehung	Symptome und Verlauf
						venen. v. Gräfe hielt die Geschwulst für eine angeborene, aber unter dem Einfluss der Gravidität vergrösserte Teleangiektasie.
4.	E. Grüning	M.	45	R.	Vor 5 Jahren beim Legen eines Teppichs in knieender und vornübergeneigter Stellung Gefühl von Schwere und Hervortreten des Auges, das bei Besichtigung im Spiegel später nicht wahrgenommen werden konnte. Seit der Zeit regelmässig beim Bücken Vorfall des Auges	In aufrechter Stellung erschien Patient etwas glotzäugig, rechts mehr als links; bei Rückenlage erhob sich das rechte Auge nicht über das Niveau des linken. Beide Augen normal beweglich. R. Mp. $\frac{1}{4^1/_2}$ S = 20/50, L. Mp. 1/6 S = 20/70; Jäger 1. Papillen weiss und atrophisch; beiderseits ringförmiges Staphyloma posticum, Arterien dünn, Venen geschlängelt. Gesichtsfeld frei; grün für rosa gehalten, sonst Farben normal. Keine Struma, Herz normal. Beim Neigen des Kopfes allmählich zunehmende Vortreibung des r. Auges, das fast unbeweglich wird, geringe Abduktionsfähigkeit, aber schmerzhaft. Bulbus lässt sich leicht zurückdrücken. Carotiskompression ist ohne Einfluss auf den Exophthalmus. Kein Geräusch hörbar. Knapp nahm an, dass der Exophthalmus von einem abnorm erweiterten, beim Bücken sich füllenden Venenkonvolut des Orbitalzellgewebes abhängig wäre.
5.	Vieusse	M.	?	L.	Vor etwa 4 Jahren während einer mehrere Minuten dauernden Ohnmacht Exophthalmus bemerkt	Soldat des 34. Artillerieregiments. Bei aufrechter Haltung Enophthalmus, beim Bücken Exophthalmus und Blindheit nach einigen Sekunden. Lider angeschwollen, gedunsen. Bindehaut kongestioniert. Keine Pulsation. Auge sonst normal. Beim Bücken kein Schmerz, keine Ermüdung. Keine Hirndrucksymptome bei Druck auf den in die Orbita zurücksinkenden Bulbus. Vieusse glaubte, dass es sich um eine ausgedehnte angeborene Kommunikation des Arachnoidalraumes mit der Tenonschen Kapsel durch die Fissura orbitalis superior handele. Der Referent des Nagelschen Jahresberichts weist aber diese Erklärung zurück und hält eine venöse Gefässgeschwulst in der Tiefe der Orbita für wahrscheinlich.

Nr.	Autor	Geschlecht	Alter	Auge	Entstehung	Symptome und Verlauf
6.	Magnus	M.	13	L.	Seit der Geburt in derselben Stärke bestehender Exophthalmus beim Bücken, der in aufrechter Stellung wieder zurückgeht	Grösse, Beweglichkeit, Sehschärfe beider Augen normal. Im innern Winkel des linken Auges hinter der Karunkel hanfkorngrosser, blutroter, lappiger Tumor, der sich bis in die obere Übergangsfalte erstreckt, gegen die Nase nicht abgrenzbar ist und sich von Conjunctiva überzogen tief in den inneren Winkel erstreckt. Lidhaut normal, nur in der inneren Hälfte des freien oberen Lidrandes blaurot verfärbt. Ähnliche blaue Stellen an verschiedenen Stellen des Gesichts linkerseits; linke Oberlippe verdickt, blaurot. Am behaarten Kopf links handtellergrosse, weiche, elastische, blaurote prominente Partie auf dem Hinterhauptsbein. In der Orbita unter dem oberen Orbitalrande kein Tumor fühlbar. Nach 5 Minuten langem Bücken Protrusion des l. Auges nach unten aussen mit unbehinderter Beweglichkeit, normalem Spiegelbefund. Tumor unter dem oberen Orbitalrand prallelastisch, schwand innerhalb 1 Minute nach dem Aufrichten völlig, so dass man mit dem Finger unbehindert tief eingehen konnte. Die Lidspaltengeschwulst füllte sich ebenso wie die anderen blauroten Stellen des Gesichts und der linken Kopfhälfte sehr bedeutend und prominierten stärker. Keine Pulsationen. Magnus nahm variköse Venenerweiterungen im Bereich der linken Kopfhälfte lokalisiert an und in der inneren Hälfte der Orbita eine grössere derartige Geschwulst, welche schon bei aufrechter Haltung im innern Lidspaltenbezirk sichtbar war, sich aber in gebückter Stellung bedeutend stärker füllte und prominierte.
7.	R. Sattler	M.	46	L.	Zustand des linken Auges bestand bereits seit 25 Jahren	Bei aufrechter Kopfhaltung des sonst gesunden Mannes, Enophthalmus; bei raschem Gehen, heftigen Armbewegungen und beim Bücken Exophthalmus, desgleichen beim Anhalten des Atems, sowie bei Kompression der linken

Nr.	Autor	Geschlecht	Alter	Auge	Entstehung	Symptome und Verlauf
						Halsseite. Die grösste Prominenz war beim Bücken in 15 Sekunden erreicht; sie betrug 25 Millimeter. Die Lider erschienen dabei kongestioniert, gespannt und gedehnt. Beweglichkeit des Auges bis zur höchsten Prominenz ungestört. Sehvermögen normal. Tension des l. Auges etwas verringert. Sattler nahm Resorption des Orbitalfettzellgewebes an, hervorgerufen durch varikösen Zustand der Venen, erzeugt durch behinderten Rückfluss. Exophthalmus hervorgerufen durch starke Füllung der varikösen Partien.
8.	Gessner	W.	19	R.	Seit Eintritt der sonst regelmässigen Menstruation im 15. Lebensjahr	Bei aufrechter Haltung besteht Enophthalmus von 1 mm, beim Bücken in 1/2—1 Minute unter drückendem Schmerz Exophthalmus von 4—5 mm. Konjunktivalvenen erweitert. Lider über dem Bulbus gespannt, können nicht geschlossen werden. Umgebung der Orbita speziell im Gebiet der V. supraorbitalis blaurot verfärbt, geschwollen, schmerzhaft. Keine Pulsation, keine Geräusche. Kein Tumor fühlbar. Kein Vitium cordis. Als Ursache nimmt Gessner ein varikös erweitertes retrobulbäres Venenkonvolut an. Schwund des Orbitalzellgewebes, bedingt durch variköse Venen, welche durch chronische lokale Erkrankung der Gefässe degeneriert sind.
9.	Elschnig	M.	23	R.	Soldat, beim Putzen eines Pferdes heftiger Schmerz und Vortreibung des rechten Auges. Vier Wochen zuvor Sturz mit dem Pferd beim Sprung über ein Hindernis ohne nennenswerte Beschädigung	Bei aufrechter Haltung Enophthalmus, bei jeder stärkeren Anstrengung, besonders in gebückter Stellung nach 1/4—1 Minute Exophthalmus, desgleichen bei kräftiger Exspiration mit geschlossenem Mund und Nase, bei Kompression der Jugularvene. Lider dabei wulstig vorgedrängt, Konjunktivalvenen stärker gefüllt; an den Netzhautvenen keine Kaliberänderung bemerkbar. Bewegungen des protrudierten Bulbus behindert. Bei aufrechter Körperhaltung langsames Zurücksinken und nach einigen

Nr.	Autor	Geschlecht	Alter	Auge	Entstehung	Symptome und Verlauf
						kräftigen Orbikulariskontraktionen wieder Enophthalmus. Sehschärfe normal; Papille blass. Gesichtsfeld besonders für Farben konzentrisch eingeengt. Elschnig glaubt, dass nach dem Sturz Entzündung des Orbitalzellgewebes mit Atrophie desselben aufgetreten und hierdurch eine Erkrankung der Orbitalvenen mit sackförmiger Dilatation bedingt worden sei.
10.	Sergent	M.	44	L.	Im 7. Lebensjahr beim Stiefelwichsen mit gebückter Kopfhaltung Vortreten des link. Auges bemerkt, welches sich seit der Zeit bei ähnlichen Veranlassungen, bei heftigen Anstrengungen, bei der Defäkation etc. wiederholt	Patient fühlt seine Exophthalmie, klagt über Schmerz in der linken Nackenhälfte, Stirn und Gesicht, wenn er eine Last auf dem Rücken trägt. R. Hp,S = 5/5, L. E,S = 5/12. Bei aufrechter Haltung hochgradiger Enophthalmus mit eingesunkenem oberen Lid, Verkleinerung der Lidspalte. Kein variköser Tumor sichtbar. Auf den Lidern ein paar feine Venen. Auge normal beweglich. Bei Druck auf das Auge fühlt man sein Zurücksinken in die Augenhöhle; man fühlt den Fettschwund und die Lockerung des Fascienapparates, keinen Tumor. Bei starken Exspirationen, Anstrengung der Bauchpresse, beim Kopfneigen, bei Kompression der Jugularvenen Exophthalmus; dabei Anschwellung der Lider, Deviation des Auges nach unten innen. Druck auf das Lid kann die Ptosis und Deviation des Auges verhindern. Kompression der Jugularvenen in Rückenlage erzeugt ebenfalls den Exophthalmus. Keine Pulsation, kein Geräusch. Kompression der Carotis war ohne Einfluss. Kein Herzleiden, keine Varikositäten sonst am Körper. Sergent erklärte die Exophthalmie durch variköse Venenerweiterung und Erschlaffung des Fascienapparates des Auges.

Nr.	Autor	Geschlecht	Alter	Auge	Entstehung	Symptome und Verlauf
11.	Panas	W.	38	L.	Im Alter von 18 Jahren Stoss an der linken Augenbrauengegend. Leichter Exophthalmus. Seit 10 Jahren Tumor im oberen inneren Augenwinkel, sobald sich die Kranke bückt oder anstrengt. 5 Jahre später im Verlauf einer Grippe Ekchymosen im Lide. 1 Jahr später Enophthalmus	Enophthalmus, beim Bücken starker Exophthalmus, venöser Tumor in der inneren Hälfte des oberen Lides. Kein Schmerz. Sehvermögen normal. Strabismus convergens concomitans dexter.
12.	Collins, H. Treacher	M.	17	L.	?	Leichter Enophthalmus, beim Bücken nach 1 Minute Exophthalmus, die Netzhautvenen sehr erweitert und pulsierend. Collins nimmt eine Gefässhöhle in der Orbita an, welche sich beim Bücken füllt.
13.	Richter, P. V.	W.	14	R.	Seit ca. 1 Jahr Vortreten des recht. Auges ohne irgend welche Belästigung beim Bücken. Kein Trauma, keine stärkere körperliche Anstrengung. Im Laufe des nächsten Jahres hat die Protrusion noch etwas zugenommen, dann blieb sie stationär	Lidspalte rechts etwas grösser als links. Lid- und Bulbusbeweglichkeit normal. S = 1. Spiegelbefund beiderseits normal. Exophthalmus rechts beim Neigen des Oberkörpers nach 1 Minute bei mässiger Rötung der Wange und Stirn; deutlich sichtbare temporale Venen. Oberlid etwas ödematös, bedeckt die Cornea, Bulbus protrudiert und nach aussen unten dislociert. Nach $^1/_4$ Minute kehrt im Aufrichten das Auge in seine normale Lage zurück, schwillt das Oberlid ab. Während der Exophthalmie Lidschluss erschwert, Conjunctiva injiziert, Geschwulst nicht fühlbar, keine Pulsation, kein Geräusch. Exophthalmie tritt auch ein bei Kompression der rechten V. jugularis, in geringem Grade auch bei Druck auf die linke V. jugularis, am stärksten bei gleichzeitiger Kompression beider Venen. Ferner Exophthalmus bei forcierter Exspiration, während Mund und Nase geschlossen werden, desgleichen bei heftigem Hin- und Herschleudern des Kopfes. Kompression der Carotis ohne Einfluss. Einen Tag

Nr.	Autor	Geschlecht	Alter	Auge	Entstehung	Symptome und Verlauf
						nach wiederholter Demonstration des Phänomens tritt in der nasalen Hälfte des ganzen Unterlides eine leichte subkutane Hämorrhagie auf, welche nach 3 Tagen zurückzugehen begann.
14.	Richter	M.	?	?		Seggel hatte bei einem Soldaten, welcher an Varikositäten der unteren Extremitäten litt, Exophthalmus beobachtet, welcher zum erstenmal bei einer starken Anstrengung während des Fechtens aufgetreten war.
15.	van Duyse u. Bribosia	M.	29	R.	Vor 1 Jahr Stoss gegen die rechte Schläfe mit Blutunterlaufung der Lider, 2 Monate lang Nachts Schmerzen. Seit der Zeit regelmässig beim Bükken oder bei stärkeren Anstrengungen Protrusion des r. Auges; dabei sieht er nicht und hat heftige Schmerzen um die Augenhöhle	Häufiger Enophthalmus von ca. 4 mm, keine varikösen Venen in den Lidern oder ihrer Umgebung. Keine Bewegungsstörung des Auges, beim Blick aufwärts Nystagmus. Bei jeder Anstrengung, beim Bücken tritt innerhalb 1 Minute Exophthalmus mit Ablenkung des Auges nach aussen und unten ein, geringes Herabsinken des oberen Lides, mässige Erweiterung der Pupille. Bei Kompression der Jugularvenen, bei jeder intravaskulären Drucksteigerung in den Kopfvenen Vortreibung des Auges, Diplopie; Schwächung des Sehvermögens während der Protrusion, Hintergrundgefässe normal. Man fühlt keinen Tumor, keine Pulsation, hört kein Geräusch. Am Körper keine Varicen. Der höchste Grad von Exophthalmus tritt ein, wenn Pat. bei angehaltenem Atem sich anstrengt, im Mittel nach 30 Sekunden; es dauert einige Sekunden mehr, bis das Auge seine frühere Stellung wieder erlangt. In Rückenlage tritt der Bulbus nicht tiefer in die Augenhöhle; er springt vielmehr etwas vor nach aussen und unten — Diplopie mit Höhenunterschied der Doppelbilder. In rechter Seitenlage springt das Auge noch mehr vor mit entsprechender Diplopie, die auch in Bauchlage nachweisbar ist. Die Autoren nehmen eine variköse Venenerweiterung als Ursache des Leidens an, welche hervorge-

Nr.	Autor	Geschlecht	Alter	Auge	Entstehung	Symptome und Verlauf
						rufen sein soll durch die der Verletzung folgende Abnahme des Orbitalfettzellgewebes. Die letztere fassen sie auf als durch das Trauma veranlasste trophoneurotische Veränderungen. Die Pupillenerweiterung trete ein durch Reizung des Sympathicus in den Ciliarnerven, welche durch die Zerrung verursacht werde.
16.	Mayer, L.	W.	65	L.	Vor 12 Jahren beim Bücken Hervortreten des l. erblindeten Auges. Keine Verletzung, hat früher viel Feldarbeit in gebückter Stellung ausführen müssen	Varicen mässigen Grades am rechten Unterschenkel; keine Stauungserscheinungen sonst im venösen Stromgebiet. Herz und innere Organe normal. Links geringe Ptosis; Enophthalmus. Beweglichkeit der Lider und des Auges normal. R. Hp. 1 DS = 1; Presbyopie. L. Optikusatrophie ohne Zeichen von Entzündung; Venen stärker gefüllt. Regelmässig beim Bücken nach 1 Minute Exophthalmus; bei längerem Bücken tritt Flimmern vor den Augen und Schwindelgefühl ein. Gesicht dabei mässig gerötet; oberes Lid ödematös geschwellt, bedeckt den Bulbus ganz. Temporale Venen stark gefüllt. Bulbus nach oben und aussen gedreht. Äusserlich keine Geschwulst, keine Pulsation fühlbar; kein Geräusch. Während des Exophthalmus leichte ziehende Schmerzen im linken Auge. Nach dem Aufrichten sofort wieder Enophthalmus. Exophthalmus wird auch hervorgerufen durch Kompression der linken V. jugularis oder beider Venen. Kompression der Carotis ohne Einfluss. Der Autor nimmt variköse Entartung der retrobulbären Venen wie sekundäre Druckatrophie des Orbitalfettzellgewebes an und erwägt die operative Beseitigung nach doppelter Unterbindung.
17.	Terson, Jean	M.	21	R.	Seit 3 Monaten bestand das Leiden, ohne dass eine Verletzung vorangegangen war. Während Patient beim Schreiben den Kopf	Bei der Defäkation, beim Coitus, bei jeder Anstrengung und bei der Kompression der Jugularvenen trat Exophthalmus auf; dabei erweiterten sich die Venen etwas. Der Augenhintergrund und die Sehschärfe

Nr.	Autor	Geschlecht	Alter	Auge	Entstehung	Symptome und Verlauf
					beugte, bemerkte er plötzlich ein Hervortreten des Auges.	des rechten, leicht myopischen Auges (2 Dioptr.) waren normal. Für gewöhnlich bestand ein geringer Grad von Enophthalmus ohne Ptosis. Die Pupille des rechten Auges war etwas weiter als die des linken; beide reagierten gut. Während der Enophthalmie fühlte man nichts Besonderes in der Orbita, während der Exophthalmie einen Widerstand, aber keinen Tumor. Weder an den Lidern noch im Gesicht fanden sich dilatierte Venen. Der kleine, blasse und schwächliche Kranke war Neurastheniker; er hatte seit 3 Jahren Hämorrhoiden; keine Varicen an den Beinen. Herz war normal. In Übereinstimmung mit van Duyse glaubt Terson, dass die Enophthalmie die Folge eines Gewebsschwundes in der Orbita durch Trophoneurose sei und auf einer Sympathicusaffektion basiere. Er bezeichnet nach dem Vorgange seines Bruders A. Terson das Leiden als ,,Enophthalmie et Exophthalmie alternantes", weil dadurch die Aufeinanderfolge der beiden Hauptsymptome am besten ausgedrückt werde; der Name ,,Exophthalmie à volonté" trage der gewöhnlich vorhandenen Enophthalmie keine Rechnung. Den Exophthalmus erklärt er durch Dilatation und stärkere Füllung der Venen der Orbita.

In seiner übrigens nicht vollständigen Litteraturübersicht führt Terson noch einen Fall (18) von Schwarzschild an, welchen ich im Original nicht erhalten konnte. Bei einem 20-jährigen Kutscher hatte sich im Anschluss an einen Schlag auf den rechten Augenhöhlenrand mit Wunde in der Augenbrauengegend ein Enophthalmus von 6 mm und ein Einsinken des obern Augenlides mit Verkleinerung der Lidspalte ausgebildet.

Wenn er bei aufrechter Körperhaltung den Kopf beugte, trat Exophthalmie von 6 mm ein. Beweglichkeit des Auges war nahezu erhalten, Sehvermögen und Augenhintergrund normal. Die rechte Gesichtshälfte war in ihrer Entwickelung zurückgeblieben. Panas, welcher diesen Fall in seinem Lehrbuch kurz referiert, ist der Ansicht „qu'il s'agissait ... d'exophthalmie variqueuse“.

Schliesslich sei noch ein Referat über eine kürzlich stattgefundene Demonstration eines einschlägigen Falles mitgeteilt. Nach Pergens zeigten Moyart und van Duyse in der zweiten Sitzung der Société Belge d'ophthalmologie zu Brüssel am 24. April d. Js. eine Frau, bei welcher „Varices der Venae ophthalmicae“ des linken Auges vorhanden waren. Das Auge war etwas hervorgetrieben. Bog die Frau den Kopf nur eine halbe Minute nach unten, dann wurde die Hervortreibung stärker, es entstand Ptosis und beschränkte Bewegung der äusseren Augenmuskeln; das Auge sah dann nicht mehr. Der ophthalmoskopische Befund blieb negativ. Dieser Zustand kehrte bald wieder zum vorherigen Status zurück; objektive oder subjektive Geräusche waren nicht zu bemerken.

Überblicke ich noch einmal kurz die in vorstehender Abhandlung aufgeführten klinischen Beobachtungen, so möchte ich meinen Standpunkt in der Frage des intermittierenden Exophthalmus dahin präcisieren, dass dieses eigenartige Krankheitsbild, bei dem sich in der Mehrzahl der Fälle ein Tumor hinter oder neben dem Bulbus nicht nachweisen lässt, nach Massgabe des Vortreibens beim Bücken resp. ähnlichen Bedingungen und des Zurücksinkens des Auges beim Aufrichten des Körpers resp. bei Rückenlage sich füglich nicht anders als durch Erschlaffung des Fascienapparates des Bulbus und durch ein Moment erklären lässt, bei dem hinter dem Bulbus ein An- und Abschwellen des anatomischen Stützgewebes in der Orbita unter jenen Bedingungen möglich ist. Eine derartige An- und Abschwellbarkeit

kann nur bei den Orbitalvenen erfolgen; dafür sprechen die physiologischen Beobachtungen von Donders, von Cohn. Die variable Füllung der Orbitalvenen muss natürlich viel hochgradiger ausfallen, wenn die Venen varikös entartet sind; dass dies beim intermittierenden Exophthalmus der Fall ist, lässt sich aus dem klinisch erwiesenen Vorkommen venöser variköser Tumoren folgern. Auch durch anatomische Untersuchungen ist das Vorkommen variköser Venenektasien in der Orbita festgestellt. Ihr Vorhandensein ist mehr als wahrscheinlich, wenn im gegebenen Fall sich Varicen oder Teleangiektasien auch noch an anderen Körperstellen, an den Extremitäten, am Rumpf, oder in der Umgebung des Auges vorfinden. Für die Venenektasien in der Orbita muss man eine lokale kongenitale Prädisposition annehmen. Zur Begünstigung der Venendilatation tragen die anatomischen Eigentümlichkeiten der V. ophthalmica superior voraussichtlich in hohem Grade bei, ferner zum Vortreten des Auges aus der Orbita dauernde Anstrengung und Arbeit in gebückter Stellung, Hämorrhagien in die Orbita, Verletzungen der Umgebung der Orbita, bei denen möglichenfalls Veränderungen in der Fissura orbitalis superior geschaffen werden, welche die Stauung des Blutes in den Orbitalvenen begünstigen. Ist der Exophthalmus erst einmal eingetreten, so wiederholt er sich später bei passender Gelegenheit immer wieder; es entsteht ein circulus vitiosus in An- und Abschwellen der Orbitalvenen, welcher zu Abnahme des Fettpolsters der Orbita und zu Enophthalmus bei aufrechter Körperhaltung führt. Ob bei dem Schwund des Fettpolsters trophische Störungen infolge einer Affektion des Sympathicus im Spiele sind, wie van Duyse und Terson annehmen, lasse ich dahingestellt. Die geringgradige Ptosis kann durch das Zurücksinken des Augapfels zu stande kommen. Ob die Erweiterung der Pupille durch Zerrung der in den Ciliarnerven verlaufenden Sympathicusfasern veranlasst wird, vermag ich nicht zu entscheiden; die Möglichkeit ist nicht abzuleugnen.

Litteratur.

1. Merkel, Fr., Handbuch der topographischen Anatomie. Bd. 1. Braunschweig 1885—1890.
2. Weiss, L., Beiträge zur Anatomie der Orbita. Heft 1. Tübingen 1888.
3. Cohn, H., Messungen der Prominenz der Augen mittelst eines neuen Instrumentes, des Exophthalmometers. Zehenders klin. Monatsblätt. f. Augenheilkunde, Bd. V, pag. 339—351.
4. Himly, E. A. W., Die Krankheiten und Missbildungen des menschlichen Auges und deren Heilung. Bd. I, pag. 393 und 394. Berlin 1843.
5. Arlt, F., Die Krankheiten des Auges. Bd. 3, pag. 178. Prag 1856.
6. Nieden, A., Zwei seltenere Fälle von Orbitalerkrankungen. Zehenders klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde Bd. XIX, pag. 72—75.
7. Donders, F. C., Über die Stützung der Augen bei Blutandrang durch Atmungsdruck. Gräfes Arch. f. Ophthalmol., Bd. XVII, H. 1, pag. 80 bis 106.
8. Sattler, H., Pulsierender Exophthalmus. Gräfe-Sämisch, Handbuch der Augenheilkunde, Bd. VI, pag. 879. (Variköse Venengeschwülste in der Orbita.)
9. Andreae, A., Grundriss der gesamten Augenheilkunde. Teil II, pag. 145. Magdeburg 1837.
10. Fischer, J. N., Lehrbuch der gesamten Entzündungen und organischen Krankheiten des menschlichen Auges etc. Prag 1846, pag. 361.
11. Schön, M. J. A., Handbuch der pathologischen Anatomie des menschl. Auges. Hamburg 1828.
12. Stellwag v. Carion, Die Ophthalmologie vom naturwissenschaftlichen Standpunkt. Bd. II, H. 2, pag. 1275. Erlangen 1858.
13. Dupont, Des tumeurs de l'orbite formées par du sang en communication avec la circulation veineuse intracranienne. Thèse de Paris 1865.
14. Dictionnaire de Médecine ou Repertoire général des sciences medicales. Deuxieme Edition. XXX Tomes. Paris 1840. Article Maladies de l'orbite Velpeau, Tome XXII, pag. 310.

15. Foucher, Sur une variété de tumeur de l'orbite. Gazette des hôpitaux. 1858, Nr. 141.
16. Mazel et A. Boniface d'Anduze, Tumeur veineuse réductible de la paupière inférieure. Union medic. 1861, pag. 163. refer. d'Annales d'Oculistique, Tome XLV, pag. 273.
17. v. Gräfe, Vereinzeltes über Tumoren. Gräfes Arch. f. Ophthalmol. Bd. XII, H. 2, pag. 222.
18. Grüning, Exophthalmus dexter bei Vorwärtsbewegung des Körpers. Arch. f. Augen- und Ohrenheilkunde v. Knapp-Moos, Bd. III, pag 168.
19. Vieusse, Communication entre la cavité arachnoïdienne et la capsule de Tenon. Recueil d'Ophthalmol. 1878, pag. 314, ref. in Hirschbergs Centralbl. f. Augenheilkunde 1878, pag. 312 und in Nagels Jahresbericht 1879, pag. 437.
20. Magnus, H., Periodischer Exophthalmus sinister bei Beugen des Kopfes. Zehend. Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde 1889, pag. 62.
21. Sattler, R., A case of one-sided transitory exophthalmus with indisturbed function and muscular movements of the eye and the coexistance of enophthalmos or recession of the globe. Americ. journ. of med. sciences N. S. LXXXIX, 1885, pag. 486, ref. Michels Jahresbericht 1885, pag. 485.
22. Gessner, C., Enophthalmos dexter übergehend in Exophthalmus bei Vorwärtsbeugen des Kopfes. Hirschbergs Centralbl. f. Augenheilkunde 1889, pag. 161.
23. Elschnig, A., Allgemeine Wiener med. Zeitung, Bd. XXXVII, 1892, pag. 61, ref. Hirschbergs Centralbl. f. Augenheilkunde, 1892, pag. 558.
24. Sergent, E., De l'Exophthalmos intermittent ou exophthalmie à volonté. Gazette des Hopitaux, 1893, Nr. 60.
25. Le Moine, Observation de tumeur variqueuse; naevus de le paupière supérieure; cauterisation ignée. Recueil d'Ophthalmol., 1887, pag. 416; ref. Revue générale d'ophthalmol., 1887, pag. 475 und Michels Jahresbericht 1887, pag. 433.
26. Chisolm, J. J., Eine variköse Geschwulst des untern Lides, unsichtbar bei aufrecht gehaltenem, sehr gross bei gesenktem Kopf. Arch. f. Augenheilkunde von Knapp-Schweigger, 1891, Bd. 22, pag. 261—264.
27. van Santon, Spontane Hämorrhagie in de Orbita. Nederl. Tijdschr. v. Geneesk. Afd. 1, Nr. 3, ref. Nagels Jahresbericht 1872, pag. 427.
28. Gruss, Wiener med. Presse, 1887, Nr. 25, pag. 884.
29. Yvert, Des tumeurs de l'orbite en communication directe avec la circulation intracranielle. Recueil d'Ophthalmol. 1881, pag. 1 und 93; ref. Michels Jahresbericht 1881, pag. 453.
30. De Vincentiis, C., Sull esoftalmo da neoplasia dell' orbitada ematoma orbitario-pulsante spontaneo e traumatico etc. Lavori della clinica ocul. della R. univ. di Napoli, Vol. IV, Fasc. I, 1894. ref. Michels Jahresbericht f. Ophthalmol. 1894, pag. 522.
31. Dolgenkow, W., Tumor cavernosus orbitae sin. Westnik ophth. 1886. ref. Michels Jahresbericht 1886, pag. 473.

32. Jocqs, R., Contribution au diagnostic des tumeurs vasculaires de l'orbite. Clinique ophthalmologique, Mai 1895.
33. Idem, Sur un nouveau cas de dilatation veineuse de l'orbite. Clinique ophthalmologique Aout 1895.
34. Collins, H. Treacher, A case of enophthalmos becoming exophthalmos on stooping. Transact Ophthalmological Society, Vol. XV, 1895. ref. Revue générale 1896, pag. 379.
35. Richter, P. V., Über intermittierenden Exophthalmus. Arch. f. Augenheilkunde von Knapp-Schweigger, Bd. 31, pag. 31—44, 1895.
36. van Duyse, Daniel et Bribosia, Edmond, Enophthalmos avec exophthalmie intermittente à volonté. Arch. d'Ophthalmol. v. Panas etc., Bd. XV, pag. 159—170, 1895.
37. Mayer, Ludwig, Ein Fall von Exophthalmus intermittens. Inaug.-Diss. München 1896.
38. Moyart und van Duyse, Zehenders klin. Monatsbl., 1897, pag 168.
39. Terson, Jean, De l'Enophthalmie et de l'Exophthalmie alternantes. Paris 1897.
40. Schwarzschild, H., A case of palimtosis alternating with proptosis following injury. Med. Record XII, pag. 544 ref. in Panas traité des maladies des Yeux, T. II. Art. Enophthalmie.

DIE

ERSTE ENTWICKELUNG DES RIECHNERVEN.

VON

J. DISSE, MARBURG.

Mit 9 Abbildungen auf Tafel XX XXIII.

Vor kurzer Zeit habe ich eine Mitteilung über die erste Entwickelung des Riechnerven bei Vogelembryonen veröffentlicht (1). Es konnte festgestellt werden, dass die Fasern des Nervus olfactorius aus Zellen hervorwachsen, die im Epithel der Riechgrube gelegen sind; die Zellen gleichen anfangs den Neuroblasten, die von His in der Anlage der nervösen Centralorgane aufgefunden worden sind, und entsenden einen feinen, nervösen Fortsatz, der aus dem Epithel austretend zu einer Faser des Riechnerven wird. Sehr bald wächst aus dem entgegengesetzten Pol der Zelle ein dickerer Fortsatz heraus, der nach der freien Fläche des Epithels gerichtet ist; dann ist der Neuroblast zu einer Riechzelle geworden. Das Epithel der Riechgrube war demnach aufzufassen als ein Ektodermbezirk, der neben epithelialen Elementen eine Anzahl nervöser Zellen enthält, und der diese nicht, wie das anderwärts geschieht, aus seinem Verbande ausscheiden lässt, sondern sie dauernd festhält, auch nachdem sie zu Ganglienzellen geworden sind.

Die einem Ganglion ähnliche Anhäufung von Zellen zwischen Riechgrube und Vorderhirn, die von Balfour, Milnes Marshall, His, Kölliker für die erste Anlage des Riechnerven erklärt worden war, und die von His als „Ganglion olfactorii" bezeichnet wurde, konnte also nicht wohl diese Bedeutung haben. Es hatte zwar His den Nachweis erbracht, dass die genannten Zellen aus der epithelialen Auskleidung der Riechgrube her-

stammen; aber es werden diese Zellen nicht zu Nervenzellen, sondern zu den bekannten zelligen Scheiden, welche die Bündel des Riechnerven einhüllen.

Von Anfang an war es meine Absicht, meine Beobachtungen in ausführlicherer Darstellung zu veröffentlichen, und sie reichlicher mit Abbildungen zu belegen. Dabei war eine genauere Besprechung der Litteratur möglich; besonders mussten die neueren und neuesten Beobachtungen über die Entwickelung der Kopfnerven berücksichtigt werden, die den Nachweis geführt haben, dass zu den Ganglien am Trigeminus, Facialis, Acusticus, Glossopharyngeus und Vagus Zellen aus dem Ektoderm der Kopfanlage hinzutreten. Meine Beobachtungen zeigten den Nervus olfactorius als einen Kopfnerven, der lediglich ektodermalen Ursprungs ist und eines gangliösen Anteils entbehrt.

Es dürfte sich empfehlen, mit der Vorlegung meiner Befunde die Besprechung der Litteratur zu verbinden; nach Kenntnis der Thatsachen wird zu erörtern sein, welche Stellung in der Reihe der Kopfnerven der Riechnerv auf Grund seiner Entwickelungsweise einnimmt.

Es ist lange bekannt, dass zuerst die Anlage des Riechorgans sich bildet, und dass ein Nerv später auftritt. Bei Hühnerembryonen entsteht diese Anlage am dritten Tage der Bebrütung; sie ist eine paarige, verdickte Region des Ektoderms, gelegen in der ventralen Wand der Kopfanlage, vor der Mundbucht. Der verdickte Epithelbezirk, das Nasenfeld (His), liegt vor der Anlage der Linse, und etwas mehr ventral; er wird dadurch, dass die Ränder sich erheben, zu einer flachen Grube, die Riechgrube genannt wird. Zwischen dem Nasenfeld und der ersten Hirnblase finden sich nur einzelne Mesodermzellen; wenn eine Riechgrube vorhanden ist, so wird ihr Grund durch eine dünne, aber immerhin zusammenhängende Lage von Mesoderm von der Hirnwand getrennt, und es nimmt im Laufe der weiteren

Entwickelung der Abstand zwischen Hirnwand und Riechgrube beständig zu.

Gute Übersichtsbilder über die Riechgrube erhält man an frontalen und an sagittalen Durchschnittsreihen durch die Kopfanlage. Das verdickte Epithel findet sich im ganzen Bereiche der Riechgrube vor, so lange die Grube seicht, mit weitem Eingange, ist; am Rande wird das Epithel niedriger, und geht allmählich in das Ektoderm der Umgebung über.

Die Dicke des Epithels im Grunde der Grube fand ich bei Hühnerembryonen vom Ende des dritten Tages 0,048 bis 0,049 mm; nahe dem Rande wurde sie zu 0,0162 bestimmt, betrug also nur ein Drittel der grössten Dicke. Kölliker (9) fand das Epithel der Riechgrube eines drei Tage alten Hühnerembryos 0,041 mm.

Die Tiefe der Riechgrube betrug bei diesem Embryo, ohne das Epithel, 0,102 mm; die geringste Entfernung ihrer Wand von der ersten Hirnblase war 0,040 mm. Kölliker (9) bestimmte die Tiefe zu 0,074 mm und den Abstand vom Vorderhirn 0,030 bis 0,038 mm.

Das Epithel ist auf diesem Stadium durchweg einschichtig; aber es entsteht der Anschein einer mehrfachen Schichtung dadurch, dass die Kerne benachbarter Zellen in verschiedenen Höhen liegen; man kann 2 bis 3 Reihen von Kernen unterscheiden, die näher der angewachsenen Fläche der Epithelzellen gelegen sind. Die einzelnen Zellen sind hohe Prismen, deren längster Durchmesser senkrecht zur Unterlage des Epithels steht; die basale Grenze des Epithels erscheint wie eine glänzende Linie, und ist glatt.

Bei Karminfärbung nehmen die prismatischen Epithelzellen der Riechgrube einen dunklen Ton an; man sieht dann zwischen ihnen hellere, rundliche Zellen, die dicht am Lumen der Riechgrube liegen, kugelige Kerne besitzen und zwischen die gewöhnlichen Epithelzellen eingeschoben sind. Der längste Durchmesser einer derartigen Zelle betrug 0,0108 mm, der kürzeste 0,0081 mm, der Kern mass 0,005 mm.

Diese hellen, rundlichen Zellen zeigen Mitosen; an Flächenschnitten durch die Wand der Riechgrube sieht man, dass sie in Gruppen beisammen liegen. Jede Gruppe wird von den benachbarten durch einen grösseren Zwischenraum getrennt.

Schon einige Stunden nach der Bildung der Riechgrube sind also in ihrem Epithel zweierlei Zellenarten zu erkennen. Die eine Art, rundliche, helle Zellen, findet sich nahe dem Lumen der Riechgrube, zwischen die prismatischen Epithelzellen eingeschoben.

In der nächsten Zeit wird die Riechgrube tiefer, aber es entfernt sich auch ihre Wand von der ersten Hirnblase, indem das Mesoderm in der Umgebung der Riechgrube sich verdickt. So fand ich die Tiefe der Riechgrube bei einem Embryo von drei Tagen und einigen Stunden 0,164 mm tief. Der kleinste Abstand ihrer Wandung vom Vorderhirn betrug 0,131 mm. Während also die Tiefe auf das anderthalbfache wächst, nimmt der Abstand der Grube vom Gehirn auf mehr als das Dreifache zu.

Im Laufe des vierten Bebrütungstages tritt zu der Vertiefung der Riechgrube eine Verschmälerung im transversalen Durchmesser hinzu, wie am besten Horizontalschnitte zeigen. Dabei nähert die laterale Wand der Riechgrube sich der medialen beträchtlich; der Eingang in die Grube wird zu einem länglichen Schlitz. Vom Eingang aus wächst die Grube nach der Seite zu, wobei die Wandungen der Hirnwand parallel verlaufen. Die ursprünglich laterale Wand wird zur vorderen, die ursprünglich mediale Wand wird zur hinteren. Der Abstand beider Riechgruben von einander ist am geringsten am Eingange, am beträchtlichsten am Grunde der Gruben.

Das Epithel zeigt wiederum deutlich die beiden verschiedenen Zellarten; die elliptischen Zellen teilen sich vielfach durch Mitose. Am Ende des vierten Bebrütungstages beginnt die Grenze zwischen Epithel und Mesoderm wellig zu werden (Fig. 1).

Gleichzeitig sieht man, dass das Epithel der Riechgrube an der medialen, jetzt dem Hirn zugewandten Seite dicker ist, als an der lateralen, vorderen Wand. Die Dicke der hinteren Wand betrug 0,059 mm, die der vorderen 0,040 mm. Die mediale (hintere) Wand der Riechgrube war vom Vorderhirn 0,328 mm entfernt.

Von dem verdickten Epithel der hinteren (medialen) Wand der Riechgrube gehen an mehreren Stellen kegelförmige, aus Zellen bestehende Auswüchse wie Sprossen in das Mesoderm hinein (Fig. 1). Diesen Vorsprüngen entsprechend ist die scharfe Grenzlinie zwischen dem Ektoderm der Riechgrube und dem Mesoderm nicht wahrnehmbar; sie ist aber da deutlich, wo die untere Grenze des Epithels geradlinig verläuft. Nahe dem Lumen der Riechgrube finden sich im Epithel mehrfach Zellen in mitotischer Teilung; sie kommen auch im dünneren Epithel der vorderen Wand vor, aus dem zur Zeit noch keine Sprossen in das Mesoderm sich erstrecken.

Soviel man an dünnen Durchschnitten erkennen kann, bestehen die Auswüchse des Epithels der hinteren Wand der Riechgrube aus rundlichen Zellen mit granuliertem Kern und dunklem Protoplasma. Sie sind die Basen kurzer Zapfen, die, medial und aufwärts gerichtet, aus dem Epithel der Riechgrube in das Mesoderm vordringen und mit ihrer Achse nahezu tangential zur Aussenfläche des Epithels stehen. Die Zapfen sind an Schnittreihen zu verfolgen; man sieht, dass ihre Spitze von dem Mutterboden sich immer weiter entfernt und der Hirnwand näher kommt. In dem lockeren Mesoderm hebt sich der kompakte Epithelzapfen deutlich hervor; zuweilen sieht man in ihm eine Mitose, wie solche auch an seiner Basis, im Epithel, zu sehen sind.

Es entstehen zu gleicher Zeit mehrere derartige Zapfen; ein jeder erreicht binnen weniger Stunden die dünne Hirnkapsel und wird dann zu einem cylindrischen Strang, der wesentlich aus

Zellen zu bestehen scheint. Hie und da tritt eine Andeutung feiner Fasern zwischen den Zellen auf. Dann ist die mediale Wand der Riechgrube durch eine Anzahl zelliger Stränge mit dem Vorderhirn in Verbindung gesetzt; die einzeln aus dem Epithel austretenden Stränge vereinigen sich in der Nähe des Gehirns zu einem Stamm (Fig. 2). Die Mitosen im Riechepithel sind immer noch sehr häufig; jeder Schnitt zeigt eine Anzahl davon.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass die beschriebene Verbindung zwischen der medialen Wand der Riechgrube und der Wand des Vorderhirns die Anlage des Riechnerven ist. Derselbe geht nicht vom Gehirn, sondern von der Riechgrube aus; er setzt sich aus einer Anzahl getrennter Anlagen zusammen, die als zellige Auswüchse des Epithels der Riechgrube erscheinen, und nach einiger Zeit undeutlich faserig werden. Da man schon vor dem Auftreten der Auswüchse Zellvermehrung im Epithel der Riechgrube wahrnimmt und leicht sich davon überzeugen kann, dass während des Wachstums und der Umbildung der Auswüchse die Zellvermehrung andauert, so liegt der Schluss ausserordentlich nahe, dass das neugebildete Zellmaterial zur Anlage des Riechnerven bestimmt ist, und aus dem Riechepithel heraustretend bis an das Gehirn sich vorschiebt.

Schon durch die Untersuchungen von Milnes Marshall (2, 3) war es wahrscheinlich gemacht worden, dass bei verschiedenen Wirbeltierklassen die Anlage des Riechnerven durch eine Zellenmasse dargestellt wird, die das Epithel der Riechgrube mit der Wand des Vorderhirns verbindet. Bei ganz jungen Embryonen von Scyllium fand Marshall, dass der Riechnerv „fast ganz aus rundlichen oder ovalen, kernhaltigen Zellen besteht, mit wenig oder gar keinen Fasern“ (2, S. 3 des Sonderabdruckes). Der zellige Strang verbindet die Wand der Riechgrube mit dem Vorderhirn. Beim weiteren Wachstum verdickt sich der Riechnerv, ohne länger zu werden; dann wird

sein distaler Abschnitt, der sich mit dem Epithel der Riechgrube verbindet, faserig, während der proximale Teil zellig bleibt und mit dem jetzt auftretenden Riechlappen des Gehirns in Beziehung tritt. Der proximale, zellige Abschnitt des Riechnerven ist einheitlich; der faserige dagegen zerfällt in mehrere Bündel, die gesondert zur Riechgrube ziehen.

Auch bei Hühnerembryonen besteht der Nervus olfactorius zuerst „gänzlich aus rundlichen oder ovalen, kernhaltigen Zellen mit wenig oder gar keinen Nervenfasern“ (2, S. 7 des Sonderabdruckes). Er bleibt einige Tage hindurch rein zellig, und noch am Ende des sechsten Bebrütungstages findet man einen aus Zellen bestehenden Riechnerven vor. An seinem centralen und seinem peripheren Ende, also nächst der Riechgrube und am Gehirn, besteht der Nerv aus rundlichen Zellen; dazwischen wird er aus langen, spindelförmigen Zellen gebildet, zwischen denen einzelne Rundzellen liegen. Die aus Rundzellen bestehenden beiden Enden des Riechnerven bezeichnet Marshall als „Ganglien“. Erst am siebenten Tage findet er das Mittelstück des Riechnerven faserig; zwischen die Fasern sind aber Ganglienzellen eingelagert, und die Zellanhäufungen an den Enden bestehen noch.

Marshall ist der Ansicht, dass die Anlage des Riechnerven aus der Wand des Vorderhirns herauswächst. Sie erreicht sehr schnell das Epithel der Riechgrube, da der Abstand dieser Grube vom Gehirn gering ist. Beim Huhn soll der aus dem Gehirn auswachsende Zellenstrang das äussere Keimblatt schon zu einer Zeit erreichen, in der die Stelle der späteren Riechgrube durch eine leichte Verdickung des Ektoderms angedeutet ist (3). Der Riechnerv besässe also einen centralen Ursprung, und würde in centrifugaler Richtung wachsen.

Besonderen Wert legt Marshall auf die Thatsache, dass der Riechnerv sehr früh auftritt; er erscheint, bevor die Hemisphären aus der ersten Hirnblase hervorwachsen, und er steht

also in Verbindung mit dem primären Vorderhirn, nicht mit einer der beiden Hemisphären. Der Riechnerv ist schon zu einer Zeit vorhanden, in der noch kein Riechlappen existiert. Wenn also auch ein centraler Ursprung des Riechnerven behauptet wird, so ist doch unmöglich, dass der Riechnerv eine von dem Riechlappen ausgehende Bildung sei.

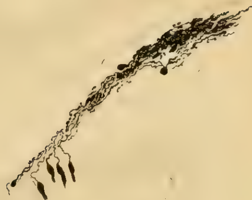
In histogenetischer Beziehung sind die Angaben von Marshall über den Riechnerven spärlich; es lag ihm, da er wesentlich die Frage zu lösen suchte, ob der N. olfactorius ein segmentaler Nerv sei oder nicht, die Frage nach dem Auftreten der Nervenfasern und nach ihrer Beziehung zu den Zellen der ersten Anlage des Nerven ferner. Wenn von „Ganglien" im Verlauf des N. olfactorius die Rede ist, so ist damit nicht gemeint, dass die Zellen dieser Ganglien zu den Olfactoriusfasern gehören; es soll mit dem Ausdruck „Ganglion" nur eine Anhäufung von Zellen in der Bahn des Nerven bezeichnet werden.

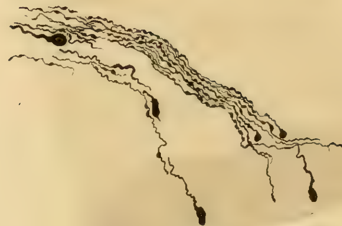
„In the embryo ganglia, or local accumulations of nerve cells, appear to be developed in a very irregular manner, and at various points in the course of the nerves" sagt Marshall (2. S. 20) und drückt damit nur eine damals vielfach geteilte Ansicht aus.

Die Untersuchungen von Marshall erstrecken sich nicht auf die Säugetiere; für diese Klasse gab Kölliker (4) gleichfalls den centralen Ursprung des Riechnerven an. „Es ist bereits aus früherem bekannt, dass der Tractus und Bulbus olfactorius als Ausstülpungen aus der ersten Hirnblase sich bilden. Von dem Bulbus aus entwickeln sich dann die Nervi olfactorii in das Labyrinth hinein, und finde ich bei Embryonen von Säugetieren, dass dieselben, ebenso wie alle anderen Nerven, anfangs aus Bündeln feinster Fäserchen (Achsencylinder) ohne Beimengung von Kernen oder Zellen bestehen."

Der Widerspruch zwischen dieser Angabe und der von Marshall beruht wohl weniger in der Verschiedenheit der unter







suchten Klassen als der untersuchten Stadien; Kölliker hat spätere Stadien der Riechnervenbildung vor sich gehabt, als Marshall. Deshalb folgt aus Köllikers Befunden nicht, dass die Angaben von Marshall irrig seien.

Es wurde einige Jahre nachher die Darstellung, die Marshall für die Entwickelung der Riechnerven der Selachier gegeben hatte, durch Beard (5) insofern bestätigt, als dieser die erste Anlage des N. olfactorius bei Torpedo in einer Zellenlage sieht, die vom Vorderhirn auswächst, und zur Riechgrube sich begiebt. Hier aber tritt zu der „cerebralen" Anlage des Nerven ein neues Element hinzu, das aus dem Epithel der Riechgrube abstammt. Es ist ein Ganglion, mit dem der Riechnerv sich verbindet. Der Riechnerv würde durch Vereinigung von zwei getrennten Anlagen entstehen, einer epidermoidalen und einer cerebralen; nur der cerebrale Teil war von Marshall gesehen worden.

Beard stellte ferner fest, dass bei Selachiern zu den Kopfnerven, die die Kiemenbogen versorgen, Zellenmassen hinzutreten, die aus bestimmten, durch die Dicke des Epithels auffallenden Regionen des Integuments kommen. Es bilden sich diese Kopfnerven (Trigeminus, Facialis, Glossopharyngeus, Vagus) ebenso durch Vereinigung von zwei Anlagen, wie der Riechnerv.

Nach Beard sollte also wenigstens ein Teil der Anlage des Riechnerven epidermoidaler Abkunft sein und peripher entstehen. His (6, 7) ging weiter und erklärte den ganzen Riechnerven für eine periphere, vom Epithel der Riechgruben ausgehende Bildung. Die Beobachtungen von His sind vornehmlich an menschlichen Embryonen gemacht; sie sind die Grundlage für die jetzigen Anschauungen über den N. olfactorius geworden, und es ist daher notwendig, einen genaueren Auszug seiner Arbeit hier folgen zu lassen.

Beim menschlichen Embryo im ersten Monat fehlt ein Riechnerv durchaus. Zwischen dem Riechlappen des Gehirns und

dem Epithel der Riechgrube, das am Grund derselben am dicksten ist und „Riechplatte“ genannt wird, befindet sich eine dünne Lage von Mesoderm.

In den inneren Schichten der Riechplatte sieht man zahlreiche Mitosen; sie gehen innerhalb runder Zellen vor sich, die zwischen den cylindrischen Epithelien gelegen sind. Die Produkte der Zellteilungen sind birnförmige Elemente, ganz und gar ähnlich den Neuroblasten, die His in der Anlage des centralen Nervensystems aufgefunden hatte (8). „Der Zellenleib sitzt dem Kern einseitig an und geht durch ein konisches Ansatzstück in einen fadenförmigen Fortsatz über.“ Der Fortsatz dieses Neuroblasten im Riechepithel ist nach der äusseren (mesodermalen) Fläche des Epithels hin gerichtet; sehr selten sieht man einen Fortsatz, der zur freien Fläche des Epithels zieht. Die Neuroblasten bleiben nicht da liegen, wo sie entstanden sind, sondern sie wandern nach der mesodermalen Fläche des Epithels, und häufen sich in Gruppen nahe dem Mesoderm an. Durch derartige Ansammlungen von Neuroblasten entstehen buckelförmige Vorsprünge des Epithels der Riechgrube und ragen in das Mesoderm hinein.

Bei etwas älteren Embryonen findet sich nun ein Riechnerv vor; er geht aus vom Epithel der Riechgrube und reicht bis in die Nähe des Vorderhirns; aber es besteht keine Verbindung zwischen Riechnerv und Riechlappen.

Der Nerv besteht aus mehreren Strängen, die an verschiedenen Stellen vom Epithel der Riechgrube ausgehen, sich netzförmig verflechten und nahe dem Hirn zu einem Stamm zusammentreten. Jeder einzelne Strang ist zusammengesetzt aus bipolaren Zellen, die ihre Ausläufer nach der einen Seite hin zur Riechgrube, nach der andern zum Gehirn entsenden. Auch der einfache Stamm des Riechnerven ist aus Zellen bestehend; es hat demnach der ganze Riechnerv den Charakter eines aus bipolaren Zellen aufgebauten Ganglions. In Wirklichkeit handelt

es sich auch noch nicht um einen Nerven, sondern um ein Ganglion, das „Riechganglion“. Dieses wird vom Epithel der Riechgrube aus angelegt, und bildet dann seinerseits den Riechnerven. Beim menschlichen Embryo erfolgt die Bildung des Riechganglions in der fünften Woche; die Zellen, die es zusammensetzen, sind Neuroblasten, die im Epithel der Riechgrube gebildet, aus dem epithelialen Verband ausgewandert und im Mesoderm zu einem Ganglion zusammengetreten sind.

Der Riechnerv geht aus dem Riechganglion hervor. Seine Fasern sind die Ausläufer der Ganglienzellen. Jede Zelle hat einen peripheren und einen centralen Fortsatz; sie wäre also in eine Nervenfaser eingeschaltet, sobald diese Fortsätze einerseits die Riechgrube, andererseits das Gehirn erreicht haben, und zu einer Nervenfaser sich ergänzen. Das Ganglion olfactorii läge im Riechnerven selbst. Das centrale Ende des Riechganglions erreicht nach dem Befunde von His, den Riechlappen des Gehirns im Laufe des zweiten Monats und überzieht diesen „mützenartig“. „Von da ab besteht der Riechbulbus aus einem cerebralen und einem gangliösen Teil, deren verschiedenartige Natur an Durchschnitten auffallend genug sich bemerkbar macht“ (7, S. 724).

Wo bleiben nun die Zellen, die um diese Zeit noch in die Fasern des Riechnerven eingeschaltet sind? Einen grossen Teil derselben, sagt His „finden wir später in den Elementen des Bulbus-Überzuges wieder“. Es müssen also deren periphere Ausläufer sich stark verlängert haben und von der Riechschleimhaut bis zum Bulbus olfactorius reichen, während die centralen Fortsätze ganz kurz bleiben. „Es stellt sich die Frage, ob sich nicht nach und nach alle Ganglienzellen nach dem Bulbus hin begeben“ (7, S. 725). Auf diese Weise würde dann der Riechnerv frei von Nervenzellen werden.

Wie Milnes Marshall und Beard sieht auch His eine Zellenmasse als die erste Anlage des Riechnerven an; aber er präcisiert

die Bedeutung dieser Zellenmasse, und giebt Aufschluss über deren Herkunft. Die Zellen sind das Ursprungsganglion des Riechnerven; diese Feststellung bringt Klarheit in das Verhältnis zwischen den Zellen, die anfangs die Bahn des Riechnerven bezeichnen, und den Fasern des Riechnerven. Es ist ein Ganglion keine zufällige embryonale Bildung, keine Zellanhäufung im Verlaufe eines Nerven, wie Milnes Marshall annahm; es ist die Ursprungsstätte der Nervenfasern. Von grosser Tragweite ist auch der Nachweis, dass der Riechnerv nicht vom Gehirn, sondern vom Epithel der Riechgrube abstammt, und dass er in das Gehirn hineinwächst. Die Bildungsweise dieses Sinnesnerven ist ganz ähnlich der Entstehung der sensiblen Nerven im Bereich des Rumpfes. Die Fasern derselben kommen aus den Spinalganglien, und diese sind Produkte des oberen Keimblattes, von dem sie sich abtrennen; ebenso entstehen die Neuroblasten des Ganglion olfactorii in einem bestimmten Bezirk des Ektoderms, im Epithel der Riechgrube, wandern aus dem epithelialen Verbande aus und treten zu einem Ganglion zusammen. Die Riechgrube ist ein Bezirk des oberen Keimblattes, der in frühester Zeit nervöse Zellen enthält.

Durch v. Kölliker (9) sind die Resultate, zu denen His gekommen war, im wesentlichen bestätigt worden; die Untersuchung wurde auf Embryonen von Vögeln und Säugern ausgedehnt. Bei Hühnerembryonen vom dritten Tage findet sich wohl eine Riechgrube, aber noch kein Riechnerv; zwischen Riechgrube und Vorderhirn findet sich eine dünne Mesodermlage. Im Laufe des vierten Tages kommt aus dem „Hirnende des Geruchsgrübchens" eine Wucherung des Epithels heraus, bildet einen „feinfaserigen und kernhaltigen Strang" und ist bis an die Hemisphärenblasen zu verfolgen. Am fünften Tag findet man den Riechnerven vor, als einen aus Spindelzellen bestehenden Strang, der der unteren Wand des Vorderhirns anliegt, und wahrscheinlich mit derselben verschmilzt. Ganz ähnlich verhielt

sich der Riechnerv bei Säugetierembryonen früher Stadien (Rind, Kaninchen, Schaf). Es hängt der Riechnerv immer fest mit dem Epithel der Riechgrube zusammen, lagert sich aber an die Wand des Vorderhirns nur äusserlich an. Indessen hat Kölliker kein Stadium angetroffen, auf dem der Riechnerv nur in Verbindung mit dem Riechepithel, ausser Berührung mit dem Gehirn gewesen wäre. Dennoch hält er es für sehr wahrscheinlich, dass der Riechnerv vom Epithel der Riechgrube aus sich bildet, und zum Hirn weiter wächst.

Sowohl His als auch Kölliker konnten den histologischen Bau des jungen Riechnerven nicht mit voller Klarheit erkennen. Beiden Beobachtern erscheint der Nerv in den ersten Stadien zellig; seine Elemente sind spindelförmig, auch wohl bipolar. Darauf wird der Nerv undeutlich fasrig, bleibt aber immer sehr zellenreich. Wie verhalten sich nun die Zellen im Nerven zu dessen Fasern? His ist geneigt, anzunehmen, jede Faser des Riechnerven besitze eine einzige, kernhaltige Anschwellung und diese liege schliesslich am centralen Ende des Riechnerven, im Überzuge des Bulbus olfactorius. Die Kerne, die man im ausgebildeten Riechnerven antrifft, liegen nach His wohl nicht in den Fasern des Nerven, sondern zwischen denselben; sie gehören der zelligen Nervenscheide an. Kölliker dagegen spricht sich dahin aus, dass die Kerne im N. olfactorius den Nervenfasern selbst angehören, und dass jede Faser mehrere Kerne enthalte. „Es müssen somit die Fasern der Nervi olfactorii zeitlebens als Gruppen von Nervenzellen gleichwertig angesehen werden"; jede Faser entspricht „einem ganzen Komplex von Nervenzellen". Diese Komplexe bilden sich aus den ursprünglich bipolaren Zellen der Anlage des Riechnerven dadurch hervor, dass die Zelle sich in die Länge streckt und zu einer langen Faser wird, während der Kern sich mehrere Male hintereinander teilt. Die neugebildeten Kerne bleiben dann in der Faser liegen. Für diese Art der Zellumbildung spricht, nach Köllikers An-

nahme das Vorkommen von Mitosen in der Anlage des Riechnerven.

Chiarugi (10) fand bei jungen Meerschweinchen-Embryonen die erste Anlage des Riechnerven rein zellig; er konnte sich aber nicht davon überzeugen, dass die Zellen allein aus dem Epithel der Riechgrube herkommen. Stets sah er den Riechnerven in Verbindung sowohl mit dem Vorderhirn als auch mit dem Epithel der Riechgrube; er möchte ihn, da er nur aus Zellen besteht, lieber als „Ganglion olfactif" bezeichnen. Wahrscheinlich kommt ein Teil der Zellen des Ganglion aus der Hirnwand, ein anderer aus dem Epithel der Riechgrube her.

Auf das rein zellige Stadium des Riechnerven folgt ein fibrilläres; die Fibrillen treten anfänglich einzeln auf, liegen später in Bündeln beisammen. Es sind die Fibrillen die Ausläufer der Zellen im Riechganglion; es können von einer Zelle mehr als zwei Fasern abgehen. Vor einer Verwechslung der Nervenzellen mit verästelten Bindegewebszellen schützt die Grösse der Nervenzellen.

Die Ansicht von Chiarugi über die Entstehung des Riechganglion kommt der von Beard (5) formulierten sehr nahe; das Ganglion olfactorii sieht er als ein gemischtes Ganglion an, das sich aus einem medullaren und einem ektodermalen Anteil zusammensetzt.

Durch die Untersuchungen von His, Kölliker, Chiarugi schien soviel erwiesen zu sein, dass der Riechnerv sich aus einem Ganglion entwickle, wie die andern sensiblen Nerven ebenfalls thun. Zweifelhaft blieb die Herkunft der Ganglienzellen und die Art, wie aus dem Ganglion der fibrilläre Nerv wird; denn über diese Punkte widersprechen sich die Angaben der einzelnen Beobachter. Es hat sich seitdem die Benennung „Ganglion olfactorii" eingebürgert; nur ist die ektodermale Herkunft der Ganglienzellen immer wieder bezweifelt worden und in neuester Zeit noch hat Julia B. Platt (11) für Acanthias

angegeben, dass die Zellen des Riechganglion aus dem Gehirn stammen. ,,Der Olfactorius entspringt als eine Masse von Ganglienzellen die vom Rande des vorderen Neuroporus kommen und seitlich mit dem verdickten Ektoderm verschmelzen, dass jederseits vom Neuroporus die Anlage des Riechepithels bildet. Die ursprüngliche Verbindung mit dem Gehirn geht verloren; es verschmelzen die Ganglienzellen mit dem Ektoderm und schliesslich setzt sich diese Masse mit dem Hirn in Verbindung.“ (11, pag, 260.) Danach wäre die Auswanderung der Ganglienzellen aus dem Epithel der Riechgrube der zweite Akt der Bildung des Ganglions; der erste würde in der Trennung der Ganglienzellen von der Hirnwand gegeben sein.

S. Minot dagegen schliesst sich in seinem Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte an die Darstellung von His an (12).

Wir dürfen nun wohl voraussetzen, dass diejenigen Neurone, die den Riechnerven bilden, sich histologisch ebenso verhalten, als in anderen sensorischen oder sensiblen Nerven. Wir müssen uns dann vorstellen, dass eine jede Faser des Riechnerven, d. h. jeder Achsencylinder, nur mit einer einzigen Zelle organisch zusammenhängt, nämlich mit der Ganglienzelle, aus welcher er entspringt. Diese Ganglienzellen, die Ursprungszellen für die Fasern des Riechnerven, können nun aber nicht im Epithel der Riechgrube gesucht werden; sie müssen sich im Mesoderm unterhalb des Epithels vorfinden, und hier entweder direkt in lange Fasern sich strecken (Kölliker) oder aber in den Überzug des Bulbus olfactorius hineinwandern (His). In beiden Fällen würden aber die von den Zellen ausgehenden nervösen Fasern im Epithel der Riechgrube und später in dem Epithel der Regio olfactoria frei endigen müssen. Eine Endigung einer Nervenfaser mit einer Zelle, wie man sie früher für möglich hielt, haben die ausgedehnten Untersuchungen unserer tüchtigsten Beobachter, mit sehr leistungsfähigen Methoden angestellt, nirgends nachweisen können; überall endigen die Nervenfasern in

den Epithelien frei, wenn auch das Ende im Kontakt mit besonders geformten Epithelzellen steht.

Die neueren und neuesten Beobachtungen über den Bau der Riechschleimhaut, die wir anerkannten Forschern verdanken, erweisen es als sicher, dass die Fasern des N. olfactorius nicht frei im Epithel endigen, sondern dass eine jede Faser der centrale Fortsatz einer bestimmt geformten „Riechzelle“ ist. Was von Max Schultze (13) sehr wahrscheinlich gemacht wurde, der Zusammenhang der Olfactoriusfasern mit den Riechzellen, ist durch Ehrlich (14), S. Ramón y Cajal (15), van Gehuchten (16), G. Retzius (17) und andere als richtig nachgewiesen worden. Auch in der Nebennase, dem Jacobsonschen Organ, hängen die eintretenden Fasern des Riechnerven mit im Epithel befindlichen Zellen zusammen, die den Riechzellen in allen Stücken gleichen; das geht aus den Untersuchungen von v. Brunn (18) und v. Lenhossék (19) hervor.

Diese Thatsache, der Zusammenhang der Riechnervenfasern mit im Epithel gelegenen Zellen, lässt sich nicht mit der Existenz eines Ganglion vereinigen, das ausserhalb des Riechepithels liegt und den Riechnerven aussendet; vielmehr drängt sie dazu, anzunehmen, dass die Riechzellen selbst diejenigen Ganglienzellen sind, aus denen die Fasern des Riechnerven entspringen. Es haben auch van Gehuchten (16), Retzius (17), S. Ramón y Cajal (20), v. Kölliker (21) die Riechzellen geradezu als periphere Ganglienzellen bezeichnet, besonders im Hinblick auf das Verhalten ihrer nervösen Fortsätze, der Riechnervenfasern, im Bulbus olfactorius. Diese Fasern endigen im Riechkolben frei, innerhalb der Glomeruli olfactorii. Nach den Befunden am ausgebildeten Riechnerven bestehen dessen Neurone aus 1. der Riechzelle, 2. der von dieser abgehenden, unverästelten Nervenfaser, 3. deren freier Endigung innerhalb eines Glomerulus.

Demnach wäre ein besonderes Ganglion im Riechnerven

überflüssig; gleichwertig einem Ganglion würde die Gesamtheit der im Epithel der Regio olfactoria befindlichen Riechzellen sein.

Indessen sind die Untersuchungen, auf denen unsere jetzigen Anschauungen beruhen, erst nach Veröffentlichung der Untersuchungen von His über den Ursprung des Riechnerven angestellt worden.

Damals, als His seine Untersuchungen machte, war die wahrscheinliche Erklärung jener Befunde die, dass es sich um ein Ganglion handle, welches vom Epithel der Riechgrube aus entstehe. Ob diese Erklärung auch jetzt noch gelten dürfe, ist fraglich geworden. Wenn wir auch der Ansicht sind, dass His die periphere Entstehung des Riechnerven erwiesen hat, so hat er nicht den Nachweis erbracht, dass die Fasern desselben aus einem subepithelial gelegenen Ganglion kommen. Es ist zu konstatieren, dass thatsächlich Zellenmassen aus dem Epithel der Riechgrube auswandern, und dass zwischen diesen Zellen Fasern auftreten. Aber die Beziehungen der Fasern zu den Zellen können nicht genau erkannt werden an Präparaten, die in gewöhnlicher Weise gefärbt sind; das geht schon aus den einander widersprechenden Angaben über den Bau des embryonalen sowohl als des fertigen Riechnerven hervor.

Eine Aufklärung des Sachverhalts kann nur durch neue Untersuchungen geliefert und durch solche Methoden erreicht werden, die für die Darstellung nervöser Elemente am besten geeignet sind. Man muss die Entstehung des Riechnerven an Objekten studieren, die nach der Methode von Golgi imprägniert sind. An diesen muss sich entscheiden lassen, ob die aus dem Riechepithel ausgewanderten Zellen ein Ganglion bilden, oder nicht; es ist zu erwarten, dass das Verhältnis der Riechnervenfasern zu ihren Ursprungszellen deutlich hervortrete.

Eine derartige Untersuchung ist meines Wissens bisher noch nicht angestellt worden. Aber es ist nur auf Grund einer solchen erlaubt, die Existenz eines Ganglion olfactorii in Zweifel zu ziehen,

da die früheren Beobachter ihre Angaben keineswegs zurückgenommen oder modifiziert haben.

Hauptsächlich an Vogelembryonen habe ich die Imprägnation nach der raschen Methode von Golgi versucht und Embryonen von Gänsen, Enten, Hühnern in grosser Zahl verarbeitet. Gänse wurden vom 6. bis zum 15. Bebrütungstage, Enten vom 5.—8. Tage, Hühner vom 3.—8. Tage untersucht; die Embryonen kamen sofort aus dem Ei in das Gemisch von Kal. bichrom. und Osmium (3% Kal. bichrom. 4 Voll., 1% Osmiumlösung 1 Vol.), das für gewöhnlich nach 24 Stunden erneuert wurde. Nach dreitägigem Verweilen in dieser Lösung wurden die Embryonen in Wasser abgespült und in ¾% Silberlösung auf drei Tage übertragen. Auch die Silberlösung wurde nach 24 Stunden erneuert. Die Behandlung wurde zwei bis dreimal wiederholt, dann kamen die Objekte auf 24 Stunden in Alkohol absolut; ebensolange in Collodium duplex, das durch Hineinwerfen von Celloidinstücken rasch verdickt wurde, und wurden nach Erhärten der Einschlussmasse geschnitten. Der Kopf wurde median halbiert und dann jede Hälfte in eine Reihe von Sagittalschnitten zerlegt; ebenso wurden Querschnittsreihen, senkrecht zur Längsachse des Stammes, angefertigt. War die Imprägnation gelungen, so wurden die Schnitte nach dem Verfahren von Kallius (22) reduziert und in Balsam eingeschlossen. Während der ganzen Dauer der Imprägnation blieben die Objekte in braunen Gläsern, die in einen dunklen Schrank gestellt wurden. Die Färbung von Zellen im Epithel der Riechgrube und von Fasern des Riechnerven erfolgt bei jungen Embryonen ziemlich selten. Auch wenn in den nervösen Centralorganen zahlreiche Fasern geschwärzt sind, findet man meistens die Riechgrube und deren Umgebung ungefärbt. Je jünger der Embryo, desto seltener gelingt die Imprägnation; am leichtesten färben sich noch die Zellen im Epithel der Riechgrube, viel seltener die Riechnervenfasern und am seltensten wird der Riech-

nerv in seiner ganzen Länge dargestellt. Die Species scheint ebenfalls von Einfluss zu sein; bei Gänseembryonen habe ich nur vereinzelte Riechzellen gefärbt erhalten, bei Enten wurden auch hie und da Nervenfasern sichtbar, und nur bei Hühnerembryonen gelang es, den Riechnerven von seinem Ursprung bis zum centralen Ende hin zu verfolgen. Einige Versuche an Embryonen von Säugern (Schaf, Meerschweinchen) ergaben kein Resultat.

Unter diesen Umständen muss ich es als einen sehr glücklichen Zufall betrachten, dass es mir gelang, das erste Stadium der Ausbildung des Riechnerven gefärbt zu erhalten. Bei einem Hühnerembryo vom Ende des dritten Tages, mit seichter, halbkugliger Riechgrube, ohne Spur einer Riechnervenanlage, war im Epithel der Riechgrube eine Zelle imprägniert, die ohne Zweifel einem Neuroblasten entspricht (Fig. 3). Im Epithel der tiefsten Stelle der Riechgrube sind vier Zellen geschwärzt; drei davon durchsezten, leicht gebogen, die ganze Dicke des Epithels. Sie haben rauhe Contouren und jede zerfällt am mesodermalen Rande des Epithels in mehrere Platten, so dass sie gleichsam auf mehreren Füssen steht (Fig. 3, Epithelzellen). Wo der Kern liegt, ist nicht zu erkennen. Zwischen diesen Zellen ist eine ganz anders gestaltete Zelle sichtbar. Sie besitzt einen ovalen Zellenleib, der nahe der freien Fläche des Epithels gelegen ist. Das stumpfere Ende kehrt er dem Lumen der Riechgrube, das verjüngte dem Mesoderm zu. Von diesem Ende geht ein feiner Ausläufer ab, der mit einem kleinen, kegelförmigen Ansatzstück beginnt, gerade gegen das Mesoderm zu gerichtet ist und nach einer kurzen, spiraligen Windung zu einem Faden wird, der noch innerhalb des Epithels, nahe dessen basaler Fläche, mit einer kleinen Verdickung aufhört. (Fig. 3, Neuroblast.)

Die geschwärzten Epithelzellen gleichen denen, die man durch Maceration aus dem Riechepithel erwachsener Tiere erhält; v. Brunn (23) hat in Fig. 3a auf Tafel 30 ganz ähnliche

Zellformen aus der menschlichen Riechschleimhaut abgebildet. Besonders verhalten sich die basalen Fortsätze dieser Epithelzellen ähnlich. Die ovale Zelle dagegen, mit ihrem fadenförmigen Ausläufer, repräsentiert eine ganz andere Zellenform. Charakteristisch ist der birnförmige Zellkörper, der mit einem Kegel entspringende Fortsatz, die Lage nahe der freien Fläche des Epithels. Wir kennen solche Zellen aus der Anlage der nervösen Centralorgane; His (8) hat nachgewiesen, dass der Fortsatz einer derartigen Zelle sich rasch verlängert und zu einer Nervenfaser wird. His hat ferner beim menschlichen Embryo birnförmige Zellen mit einem Fortsatz, die Neuroblasten, im Epithel der Riechgruben entdeckt und nachgewiesen, dass sie durch Teilung runder „Keimzellen" entstehen (7). Die Färbung nach Golgi hat beim Hühnerembryo einen Neuroblasten mit seinem Nervenfortsatz dargestellt; es zeigt sich, dass er nahe der freien Fläche des Epithels, wo er entstand, liegen geblieben ist, und seinen Fortsatz geradewegs auf das Mesoderm zu aussendet. Ein knopfförmiges, leicht verdicktes Ende, wie es dieser Fortsatz zeigt, findet man an wachsenden Achsencylindern im Rückenmarke der Vögel; S. Ramón y Cajal hat diese Verdickung als „Wachstumskegel" (cône d'accroissement) bezeichnet (24). Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass der Fortsatz der ovalen Zelle die Anlage einer Nervenfaser darstellt.

Wie die Neuroblasten in den nervösen Centralorganen, so zeigt auch der Neuroblast im Epithel der Riechgrube lediglich den einen Fortsatz, der zum Achsencylinderfortsatz wird; von andern Ausläufern des Zellenleibes ist nichts wahrzunehmen.

Wir finden also im Epithel der Riechgrube, vor Auftreten eines Riechnerven und bevor Zellen aus ihm auswandern, eine Sonderung der Zellen in zwei Kategorien; es lassen sich durch ihre Form Epithelzellen und Neuroblasten scharf unterscheiden. Diese Angabe von His für den menschlichen Embryo

gilt auch für den Vogelembryo, und beiderlei Zellformen lassen sich nach dem Verfahren von Golgi imprägnieren.

An die Bildung der Neuroblasten schliesst sich im Laufe des vierten Tages der Bebrütung die Vortreibung von zelligen Strängen aus dem Epithel der Riechgrube nach dem Gehirn zu. Am Ende des vierten Tages haben die Zellenstränge bereits die Hülle des Gehirns erreicht. Durch die gewöhnlichen Methoden der Färbung ist nur zu konstatieren, dass die Stränge aus Zellen bestehen; ob ausserdem Fasern in ihnen verlaufen, bleibt ungewiss. Aber die Färbung nach Golgi legt diese Verhältnisse ganz klar. Ich besitze mehrere gelungene Imprägnationen des Riechepithels und der von ihm ausgehenden Fortsätze aus dem Anfange des fünften Bebrütungstages; Fig. 4 giebt einen Durchschnitt, der die Riechgrube und einen von ihr ausgehenden Strang bis zum Hirn hin getroffen hat. Der Strang erscheint bei dieser Behandlungsweise nicht zellig, sondern rein faserig; die Fasern sind die Ausläufer von Zellen, welche im Riechepithel gelegen sind. Diese Ausläufer konvergieren von allen Seiten her nach einem rundlichen Vorsprung des Epithels, der in das Mesoderm einragt, und treten im Mesoderm zu einem Strange zusammen, der bis an die Kapsel des Gehirns, die Anlage des Primordialkraniums, zu verfolgen ist. (Fig. 4.)

Der Strang ist nervöser Natur, er ist ein Teil des Riechnerven; man sieht bei der Behandlung nach Golgi lediglich die Nervenfasern. Diese sind Zellenausläufer, wie bei allen andern Nerven auch; die Zellen, aus denen die Nervenfasern entspringen, liegen im Epithel der Riechgrube. Eine Verbindung der Nervenfasern mit dem Gehirn besteht noch nicht; jede Faser hört nahe der Hirnwand auf. Der ganze Nerv entspringt in der medialen (hinteren) Wand der Riechgrube und erreicht die Hirnwand da, wo die ventrale Wand in die vordere umbiegt.

Die Zellen, aus denen die Fasern des Riechnerven ent-

springen, liegen innerhalb des Epithels der Riechgrube in verschiedener Höhe. Eine liegt unmittelbar am mesodermalen Rande des Epithels (Fig. 4a); eine andere ist mit ihrem verjüngten Ende an diesen Rand herangerückt, während die übrigen Zellen näher dem Lumen der Riechgrube gelegen sind. Wir müssen sie als Nervenzellen bezeichnen, die im Epithel verblieben sind.

Die Mehrzahl der Zellen ist spindelförmig, mit der längsten Achse senkrecht zur Oberfläche des Epithels gerichtet, und mit einem zweiten Fortsatz versehen, der gerade gegenüber dem Nervenfortsatz entspringt. Dieser zweite Fortsatz ist kurz, sieht mehr einer verjüngten Partie des Zellenleibes gleich und ist nach dem Lumen der Riechgrube hin gerichtet. Wir wollen ihn den „peripheren Fortsatz" nennen. Nur einer Zelle in Fig. 4 (mit a bezeichnet) fehlt dieser Fortsatz. Dagegen ist der Nervenfortsatz an allen Zellen sichtbar und gleichmässig gut ausgebildet. Er ist dünn, fadenförmig und geht aus einem kleinen Kegel hervor, mit dem das Protoplasma der Zelle aufhört. Anfänglich verläuft der Nervenfortsatz in der Richtung des längsten Durchmessers derjenigen Zelle, aus der er kommt, gerade auf das Mesoderm zu; dann macht er eine oder mehrere, ganz kurze Biegungen, läuft auch wohl eine Strecke weit parallel der basalen Grenze des Epithels, und tritt darauf in das Mesoderm ein. Hier wird er zu einer leicht varikös erscheinenden Faser, die mit leicht welligem Verlauf zum Gehirn zieht.

Die verschiedenen Formen, welche die nervösen Zellen im Riechepithel im imprägnierten Zustande erkennen lassen, sowie das Verhalten ihrer beiden Fortsätze, sind dargestellt in Fig. 5, die derselben Schnittreihe wie Fig. 4 angehört. Der periphere Fortsatz erscheint kürzer oder länger, je nach der Entfernung des Zellenleibes von dem Lumen der Riechgrube; in der Regel erreicht der periphere Fortsatz die freie Oberfläche des Epithels. Seine Dicke ist ziemlich beträchtlich; der Übergang in das Zellprotoplasma erfolgt allmählich, ohne scharfe Grenze. Der peri-

phere Fortsatz tritt später auf als der Nervenfortsatz. Er findet sich zuweilen schon vor, wenn die Nervenzelle noch birnförmig ist, und fehlt niemals, wenn die Zelle eine mehr längliche Gestalt angenommen hat. Stets trifft man aber im Anfange des fünften Bebrütungstages bei Hühnerembryonen birnförmige Nervenzellen im Epithel der Riechgrube an, denen der periphere Fortsatz noch fehlt. Immer aber ist dieser Fortsatz unverästelt.

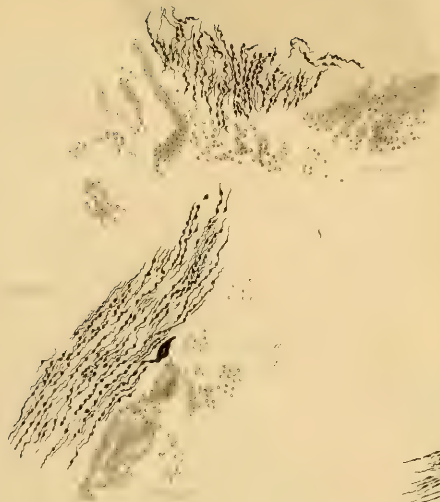
Die centralen, nervösen Fortsätze der imprägnierten Zellen verhalten sich gleich, mag die Zelle selbst länglich spindelförmig, oder birnförmig sein. Sie verfolgen ihre Richtung gegen das Mesoderm innerhalb des Epithels unter vielen leichten Biegungen und Krümmungen, sind auch wohl in enger Spirale eine Strecke weit gewunden, so dass es scheint, die Fortsätze müssten sich ihren Weg zwischen den Epithelzellen suchen und viele Hindernisse umgehen. Man findet nicht leicht zwei Fortsätze, die innerhalb des Epithels in gleicher Weise sich verhalten; der eine zieht mehr gerade fort, der andere macht starke Biegungen, und dabei findet oftmals eine Kreuzung statt. Die Länge desjenigen Abschnittes der nervösen Fortsätze, der im Epithel liegt, ist wegen der Biegungen sehr wechselnd; man sieht äusserst selten variköse Anschwellungen dieser Fortsätze innerhalb des Epithels.

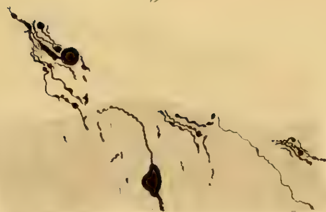
Die unipolaren Neuroblasten des früheren Stadiums sind also grösstenteils durch bipolare Nervenzellen ersetzt. Der centrale Fortsatz derselben gleicht nach Art des Ursprungs, Verlaufs, der Richtung dem Fortsatz der Neuroblasten; er darf wohl als der weiter entwickelte Fortsatz dieser Zellen aufgefasst werden. Der periphere Fortsatz ist neu hinzugekommen. Die bipolaren Zellen im Epithel der Riechgrube entstehen aus den Neuroblasten dadurch, dass zuerst der central gerichtete Fortsatz dieser Zellen sich stark verlängert, aus dem Epithel heraus in das Mesoderm eintritt und zu einer hirnwärts gerichteten Nervenfaser wird; dass dann erst, wenn die Nervenfaser ausgebildet ist, am peripheren dickeren Pol der Zelle ein kurzer, dickerer

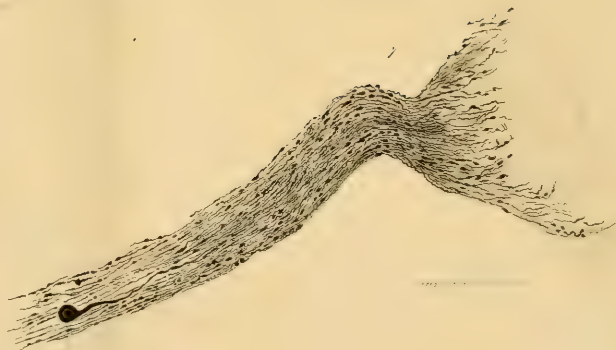
Fortsatz entsteht und bis an die freie Fläche des Epithels hin wächst. Da die Neuroblasten in jeder Höhe innerhalb des Epithels liegen, sind die peripheren Fortsätze von verschiedener Länge. Die Zeit, in welcher der periphere Fortsatz auftritt, scheint nicht für alle nervösen Zellen die gleiche zu sein, da von zwei Zellen mit gleich gut entwickelten nervösen Fortsätzen die eine den peripheren Fortsatz besitzt, die andere nicht. Verschiedene Stadien der Ausbildung des peripheren Fortsatzes zeigt Fig. 5. Die Nervenzelle verlängert sich (Fig. 5a); dann beginnt das periphere Ende sich zu verschmälern (Fig. 5b). Die Verschmälerung befällt den peripheren Abschnitt des Zellleibes, der schliesslich bis zur freien Oberfläche des Epithels sich verlängert (Fig. 5c). Dann gleicht die nervöse Zelle ganz und gar der ausgebildeten Riechzelle, nur erscheint sie etwas plumper als diese.

Wir wollen die Benennung „Riechzelle“ für die nervösen Zellen im Epithel der Riechgrube von der Zeit ab anwenden, in welcher der periphere Fortsatz ausgebildet ist; die Neuroblasten wandeln sich also innerhalb des Epithels der Riechgrube in die Riechzellen um und diese selbst sind periphere Nervenzellen. Die Umwandlung der Neuroblasten geht beim Hühnerembryo jedenfalls während mehrerer Tage vor sich, da man zwischen dem fünften und dem achten Bebrütungstage immer einzelne Zellen mit nur einem, dem nervösen, Fortsatze antrifft.

Der Riechnerv. Die centralen Fortsätze der Riechzellen bilden den Riechnerven, der schon im Anfang des fünften Bebrütungstages vorhanden ist und bis an die Anlage des Primordialkraniums reicht. (Fig. 4.) Die centralen Fortsätze aller im Riechepithel imprägnierten Nervenzellen treten in den Riechnerven ein und lassen sich weit in demselben verfolgen. Selbstverständlich sind auch Fasern getroffen, die von den zugehörigen Zellen durch den Schnitt getrennt worden sind.







Verlag von J.F. Bergmann in Wiesbaden

Der Riechnerv ist an Golgi-Präparaten von seinem frühesten Auftreten an faserig: die Fasern erscheinen leicht varikös; besonders ist der Riechnerv fast ganz frei von Zellen. Er sieht also ganz anders aus, als an Karminpräparaten. Bei diesen hat man den Eindruck, der Nerv sei aus Zellen zusammengesetzt, und das haben alle früheren Beobachter übereinstimmend hervorgehoben. Die Nervenfasern werden eben völlig von begleitenden Zellen verdeckt; aber es imprägnieren sich diese Zellen nicht, wenn man die Methode von Golgi anwendet, während die Fasern scharf gefärbt werden. Die Fasern des Riechnerven haben nur mit den Riechzellen Zusammenhang; die aus dem Epithel kommenden Zellstränge, welche in Karminpräparaten den Riechnerven zu bilden scheinen, haben dagegen mit deren Fasern gar nichts zu thun; sie liegen auf ihnen und zwischen ihnen, aber sie senden weder die Nervenfasern aus, noch wandeln sie sich in diese Fasern um. An Stelle des Riechnerven liegt in der ersten Zeit kein Ganglion; das geht aus gelungenen Golgi-Präparaten zweifellos hervor. Ebensowenig liegt ein Ganglion am centralen oder am peripheren Ende desselben. Bestätigt wird aber durch die Golgi-Präparate, dass der Riechnerv aus dem Epithel der Riechgrube herauswächst und anfänglich nicht mit dem Vorderhirn in Verbindung steht. Erst im Laufe des sechsten Bebrütungstages wächst bei Hühnerembryonen der Riechnerv durch die Anlage des Primordialkraniums hindurch und verbindet sich mit der Wand des Vorderhirns. Es bildet sich ein Riechlappen aus, in Gestalt einer paarig auftretenden, dickwandigen, hohlen Ausbuchtung der ventralen Wand des Vorderhirns. Beim Vogel ist der Riechlappen klein (vergl. v. Mihalkovicz (25, pag. 144) und liegt am vorderen Ende der Hirnbasis. Am achten Tage findet man den Riechlappen bereits von dem kelchförmig vertieften centralen Ende des Riechnerven umfasst (Fig. 7); die Nervenfasern treten in den Riechlappen ein, breiten sich etwas aus und durchsetzen die Substanz desselben in gerader Richtung;

nur ein kleiner Teil biegt derart um, dass er der Oberfläche parallel verläuft (Fig. 8); die Fasern endigen frei, und haben besonders um diese Zeit noch keine Verbindung mit irgend welchen zelligen Elementen des Riechlappens.

Bei der grossen Anzahl der gefärbten Fasern im Riechlappen würde eine besondere Endigungsweise der Riechnervenfasern in der vollständigen Schnittreihe sicherlich gesehen sein, wenn sie um diese Zeit schon existierte.

Ganglienzellen im Riechnerven. (Dazu Figg. 4, 6, 7, 8.) Vom ersten Auftreten an findet man in den Verlauf des Riechnerven einzelne Zellen eingelagert, die durch die Silberimprägnation gerade so dargestellt werden, wie die Riechzellen selbst. Sie entsenden nervöse Fortsätze, die sich den Fasern des Riechnerven zugesellen, und sind also wirkliche Ganglienzellen. Fig. 4 zeigt bei b und c zwei derartige Zellen im Riechnerven; ferner sind solche Zellen abgebildet in den Figg. 6, 7, 8, die das Wesentliche im Verhalten dieser Zellen wiedergeben.

Bei Embryonen vom fünften und vom achten Tage wurden in der Bahn des Riechnerven Ganglienzellen gefunden. Bei einem Embryo vom fünften Tage konnten im Ganzen in der Schnittserie 10 Ganglienzellen erkannt werden; bei einem Embryo vom achten Tage fanden sich deren 8 vor. Die Zellen liegen einmal nahe dem Epithel der Riechgrube (Fig. 6 a) und schliessen sich hier an die tiefsten im Epithel befindlichen Nervenzellen an; man trifft sie aber auch in der Mitte zwischen Riechgrube und Gehirn (Fig. 6 b) und ebenso in der Nähe der Hirnwand (Fig. 4 b, c, Fig. 6 c). Beim älteren Embryo scheinen die Nervenzellen näher dem centralen Ende des Riechnerven zu liegen; es waren beim achttägigen Embryo nur zwei Ganglienzellen ungefähr in der Mitte des Riechnerven befindlich, sechs dagegen lagen nahe dem Hirnende desselben.

Man erkennt die erwähnten Zellen daran zweifellos als Nervenzellen, dass sie Nervenfasern aussenden. Sehr deutlich

sind diese Fasern zu erkennen in Fig. 6 a u. c, und in Fig. 7 a. In diesen Fällen geht nur von dem einen, verjüngten Pol der birnförmigen Zelle ein Fortsatz ab, der unter leichter Verfeinerung als eine Faser im Riechnerven weiter zieht. Sie ist im weiteren Verlauf nicht von den übrigen, aus den Riechzellen kommenden Fasern des Nerven zu unterscheiden. Die Fasern aller dieser Zellen sind nach dem Gehirn zu gerichtet, nicht nach dem Riechepithel; diesem ist der stumpfe Pol der Zellen zugekehrt. Da die Zellen in der Mitte der 0,06 mm dicken Schnitte liegen, kann man sicher erkennen, dass vom stumpfen Pol keine Faser abgeht, dass also diese Nervenzellen unipolar sind. Sie gleichen also ganz den im Riechepithel gelegenen Neuroblasten, den Vorstufen der Riechzellen.

Wichtig ist, dass diese Ganglienzellen im Riechnerven nicht die erste Anlage des Nerven darstellen, sondern dass sie erst auftreten, wenn ein gut erkennbarer Riechnerv vorhanden ist.

Ausser den unipolaren, birnförmigen Nervenzellen kommen im Riechnerven aber auch längliche, spindelförmige Zellen vor, welche bipolar sind und zwei Nervenfasern aussenden (Fig. 8a. Fig. 6 b). Die bipolaren Zellen sind selten, und ich war anfänglich der Meinung, es kämen im Riechnerven nur unipolare Nervenzellen vor.

Es ist mir auch noch nicht gelungen, eine Zelle aufzufinden, an der beide Fortsätze auf eine längere Strecke zu verfolgen sind. Immerhin zeigt Fig. 8 a mit genügender Deutlichkeit eine Zelle mit zwei entgegengesetzt gerichteten Fortsätzen; der eine Fortsatz ist ganz kurz abgeschnitten, der andere kann durch das ganze Gesichtsfeld hindurch verfolgt werden. Er ist zu einer Nervenfaser geworden, die nicht nach dem Hirn zu, sondern nach der Riechgrube verläuft. Da das centrale Ende des Riechnerven vom Schnitt getroffen ist, so ist die Richtung des längeren Fortsatzes der Zelle a klar zu erkennen. In Fig. 6 b

hingegen ist der längere Fortsatz nach dem Hirn gerichtet, der zur Riechgrube ziehende ist nur ganz kurz.

Wenn es gestattet ist, beide Bilder zu kombinieren, weil bei beiden gezeichneten Zellen ein zweiter, kurzer Fortsatz sichtbar ist, so dürfen wir schliessen, dass im Riechnerven neben unipolaren Nervenzellen mit einem nach dem Hirn gerichteten Achsencylinderfortsatz auch bipolare Ganglienzellen vorkommen, von denen zwei Nervenfasern entspringen. Die eine Faser zieht zum Gehirn, die andere zur Riechgrube. Auf diese Weise erscheint dann eine Nervenzelle in den Verlauf einer Nervenfaser eingeschaltet.

Woher stammen nun die Ganglienzellen im Riechnerven selbst? Dass sie aus dem Gehirn kommen, ist schon deswegen sehr unwahrscheinlich, weil sie zu einer Zeit im Riechnerven auftreten, in der noch keine Verbindung zwischen Hirn und Riechnerven besteht (vgl. Fig. 4).

Wir sehen auch an Karminpräparaten keinerlei Anzeichen einer Auswanderung von Zellen aus der Hirnwand. Hingegen findet eine starke Auswanderung zelliger Elemente aus dem Epithel der Riechgruben statt (vgl. Figg. 1, 2), gleichzeitig mit dem Auswachsen der Fasern des Riechnerven. Diese Auswanderung ist von His klar erkannt worden, und hat ihn zu der Annahme gebracht, dass alle die auswandernden Zellen nervöser Natur seien, zu Neuroblasten würden und das Ursprungsganglion für den Riechnerven bildeten. Die auswandernden Zellen sind nun sicher zum grössten Teil keine Neuroblasten; aber es sind einzelne Neuroblasten unter ihnen. Wir sehen, an gewöhnlichen und auch an Golgi-Präparaten, dass die Neuroblasten im Riechepithel sich verschieben und von der freien Fläche desselben bis nahe an die angewachsene, mesodermale hin wandern. Hier bleiben die Neuroblasten nicht immer liegen, sondern sie können vereinzelt aus dem Epithel heraus in das Mesoderm gelangen. Fig. 4 a zeigt einen Neuroblasten an der unteren

Grenze des Riechepithels, Fig. 6 a einen solchen im Mesoderm, unmittelbar am Riechepithel gelegen. Wir sehen darin einen Beweis für die Auswanderung dieser Elemente aus dem Riechepithel. Die ausgewanderten Neuroblasten kommen in die Bahn des Riechnerven zu liegen; und sie machen hier die gleichen Veränderungen durch, als wenn sie im Riechepithel liegen geblieben wären. Es wächst zuerst eine Nervenfaser aus ihnen heraus, die nach dem Gehirn hin zieht; damit werden die Neuroblasten zu unipolaren Nervenzellen. Auf dem gleichen Stadium findet man ja immer eine Anzahl von Nervenzellen im Riechepithel selbst. Dann aber kommt es zur Ausbildung eines zweiten Fortsatzes, der nach der Riechgrube zu gerichtet ist; er ist, wie der erste Fortsatz, eine Nervenfaser (Fig. 8 n).

Bei den im Epithel verbleibenden Neuroblasten, also bei der überwiegenden Mehrzahl, wird der später entstehende periphere Fortsatz zu einem „Protoplasmafortsatz"; bei den subepithelial, im Mesoderm gelegenen Neuroblasten dagegen wird er zu einem Achsencylinder, wie bei den Zellen der Spinalganglien und des Ganglion N. acustici. Es giebt uns dieses Verhalten einen Fingerzeig hinsichtlich der Bedeutung, die das umgebende Gewebe für die Ausbildung der Fortsätze der nervösen Zellen hat. Zu gleicher Zeit sehen wir, dass kein prinzipieller Gegensatz besteht zwischen Protoplasmafortsätzen und Achsencylinderfortsätzen, da ein Fortsatz, der an der im Epithel verbleibenden Nervenzelle zum Protoplasmafortsatz wird, sich in einen Achsencylinderfortsatz umwandelt, sobald die Nervenzelle das Epithel verlässt.

Wir müssen nun fragen, was aus dem peripheren, zur Riechgrube ziehenden Fortsatz der Nervenzellen in der Bahn des Riechnerven wird. Mir ist es nicht gelungen, einen derartigen Fortsatz von der Zelle ab bis in das Epithel der Riechgrube zu verfolgen; aber es ist doch wohl anzunehmen, dass er dieses erreicht. Wirklich findet man im Riechepithel feine Nerven-

fasern, die frei an der Oberfläche des Epithels endigen (Fig. 9 n). Die Faser ist sehr fein und unterscheidet sich nicht wesentlich von den Fasern des Riechnerven. Sie war bis an die untere Grenze des Riechepithels zu verfolgen und kam, ihrer Richtung nach, aus dem N. olfactorius. Das Präparat stammt aus derselben Schnittreihe, aus der die Figg. 4, 5, 6 entnommen sind, von einem Embryo aus dem Anfange des fünften Tages, in dessen Riechnerven mehrere Ganglienzellen imprägniert waren. Nur Olfactoriusfasern waren gefärbt; und da die frei endigende Faser aus der Bahn des Riechnerven herkommt, so ist höchst wahrscheinlich, dass sie eine Olfactoriusfaser ist und keinem anderen Kopfnerven angehört. Sie muss dann aus einer unterhalb des Epithels gelegenen Nervenzelle auswachsen und das Ende des langen, peripheren Fortsatzes dieser Zelle darstellen.

Es wäre also wahrscheinlich, dass ein Teil der Olfactoriusfasern frei im Riechepithel endigt, derjenige nämlich, der aus Ganglienzellen herstammt, die im Riechnerven selbst gelegen sind. Dieses freie Ende würde dem peripheren Fortsatze der Nervenzelle angehören. In Wirklichkeit erreicht bei allen Riechzellen auch nur dieser Fortsatz die freie Fläche des Epithels, möge die zugehörige Zelle im Epithel verbleiben, oder aus demselben ausgewandert sein. Sehr variabel wäre nur die Länge dieses peripheren Fortsatzes und es würde derselbe bei einer gewissen Länge den Charakter eines Achsencylinderfortsatzes erhalten. Von diesem Gesichtspunkte aus können wir sagen: Alle Riechzellen verhalten sich im Prinzip gleich; sie senden einen peripheren Fortsatz zur freien Fläche des Riechepithels, einen centralen zum Gehirn. Der periphere Fortsatz erscheint bei der grossen Mehrzahl der Riechzellen, die im Riechepithel liegen bleiben, als ein „Protoplasmafortsatz"; bei denjenigen Riechzellen aber, die aus dem Epithel auswandern und in die Bahn des Riechnerven geraten, nimmt er die Beschaffenheit eines Achsencylinders an. Dadurch wird die Schwierigkeit ver-

mieden, die in der Annahme einer doppelten Endigungsweise der Riechnervenfasern liegt.

Auf jeden Fall kommt den Nervenzellen in der Bahn des Riechnerven eine grosse Bedeutung zu. Es wird ihr Vorkommen nur verständlich durch den Vergleich mit den Vorgängen, die wir bei der Bildung der Spinalganglien sich vollziehen sehen. Hier liegen die Vorläufer der nervösen Zellen im Ektoderm; sie verlassen dasselbe, wandern in das Mesoderm ein und bilden sich hier zu bipolaren Nervenzellen um. In demjenigen Bezirk des Ektoderms, der das Epithel der Riechgrube bildet, liegen ebenfalls nervöse Elemente; diese machen aber ihre Umwandlung zu Ganglienzellen an Ort und Stelle durch, und bleiben im Epithel liegen. Nur ein Bruchteil verlässt das Epithel der Riechgrube, und wandert aus, in das Mesoderm; hier werden die ausgewanderten Zellen zu bipolaren Nervenzellen. Der Anfang zu einer Ganglienbildung ist mit dieser Auswanderung nervöser Zellen gemacht; aber es kommt nicht zur Bildung eines vollständigen, abgeschlossenen Ganglions, da die grosse Mehrzahl der Nervenzellen im Epithel liegen bleibt. Somit bestätigt sich die Angabe von His, dass aus dem Epithel der Riechgrube Neuroblasten auswandern; nur mit der Einschränkung, dass nicht alle Neuroblasten dies thun, und dass die ausgewanderten Zellen der grossen Mehrzahl nach keine Neuroblasten sind. Durch die Zellauswanderung wird noch kein „Ganglion olfactorii" gebildet, und nur ein kleiner Bruchteil der Olfactoriusfasern kommt von ausgewanderten Neuroblasten her.

Freie Nervenenden in der Riechschleimhaut von älteren Embryonen sind schon früher gesehen worden. v. Lenhossek (19) hat im Jacobsonschen Organ, ferner in der Regio olfactoria der Nasenschleimhaut bei älteren Kaninchenembryonen eine grosse Menge feiner, an der Oberfläche des Epithels mit einem Knöpfchen endigender Nervenfasern gefunden (19, pag. 632). Nach seinem Ausdruck „empfängt das Epithel der Riechschleimhaut

Terminalfasern, die aus anderweitig gelegenen Zellen entspringend, in das Epithel eindringen, es bis zur inneren Oberfläche durchsetzen, . . . in typischer Weise in der Form eines Terminalknötchens endigen." . . . „Die centrale Fortsetzung dieser Fasern schlägt nicht eigene Wege ein, sondern gesellt sich zu den Olfactoriusfasern und tritt in das durch dieselben gebildete Bündel ein." Die Fasern gleichen eben in allen Beziehungen, besonders auch in ihrem Durchmesser, den Fibrillen des N. olfactorius.

Ohne Zweifel hat v. Lenhossek dieselben Elemente beim älteren Kaninchenembryo gesehen, die ich bei ganz jungen Hühnerembryonen aufgefunden habe. v. Lenhossek konnte über die Lage der Zellen, von denen die frei endigenden Nervenfasern ausgehen, nichts ermitteln; ich bin insofern glücklicher gewesen, als ich Zellen mit einem, zur Riechgrube hin ziehenden nervösen Fortsatz in der Bahn des Riechnerven habe nachweisen können, wenn auch diese Fortsätze bis zum Riechepithel selbst zu verfolgen nicht möglich war. Durch diesen Befund bestätigt sich die Vermutung, die v. Lenhossek aussprach: „Es könnte sich höchstens um Nervenzellen handeln, die in den Verlauf der Olfactoriusbündel eingeschaltet sind. Hierfür sind einstweilen noch keine positiven Anhaltspunkte vorhanden. Allerdings ist es möglich, dass solche in der Folge noch beigebracht werden." (19, pag. 635.)

Es war damals, als v. Lenhossek seine Beobachtungen veröffentlichte, erst eine Angabe über das Vorkommen bipolarer Zellen im Riechnerven eines Wirbeltieres veröffentlicht. Pogojeff (26) hat gefunden, dass in dem Riechnerven von Petromyzon, nahe dem Riechepithel, „Nervenfasern vorkommen, welche in ihrem Verlaufe mit bipolaren Zellen versehen sind." Er fügt hinzu: „Über diesen Befund waren wir sehr erstaunt, und da wir ein Versehen befürchteten, liessen wir denselben unbeachtet; doch das wiederholte Vorhandensein dieser mit bipolaren Zellen

versehenen Nerven auf unseren Präparaten bestätigte zuletzt die Richtigkeit unserer Beobachtung (26, pag. 12)."

Diese Angabe gewinnt an Gewicht, da wir jetzt wissen, dass bei Embryonen von Vögeln ebenfalls bipolare Zellen im Riechnerven vorkommen und bei Säugern wenigstens wahrscheinlich sind. Es handelt sich vielleicht um eine Einrichtung, die allgemein verbreitet ist. Besonders ist es von Interesse, dass gerade bei Petromyzon der Riechnerv bipolare Zellen noch im ausgebildeten Zustande besitzt; denn es haben die Kopfnerven dieser Gattung, wegen ihrer Beziehungen zum Ektoderm in neuester Zeit die allgemeine Aufmerksamkeit in Anspruch genommen und sind massgebend geworden für die Beurteilung der Kopfnerven bei Wirbeltieren überhaupt. Die Kopfnerven bei Petromyzon zeigen ein primitives Verhalten; und auch der N. olfactorius dieser Gattung ist ein Beleg dafür. Sicherlich würde eine Untersuchung der Entwickelung des Riechnerven bei Petromyzon interessante Thatsachen kennen lehren, und es ist mir sehr leid, dass es mir bis jetzt noch nicht möglich gewesen ist, geeignetes Material von Petromyzon zu erhalten.

Meine Versuche, bei Embryonen von Säugern Zellen im Riechnerven aufzufinden, sind bis jetzt ohne Resultat geblieben, da die Imprägnation nicht gelingen wollte. Auch kann ich keine Angaben darüber machen, was schliesslich aus den im Riechnerven liegenden Ganglienzellen bei den Vögeln wird. Möglich ist immer, dass sie nur vorübergehend da sind und später zu Grunde gehen; diese Annahme hat nichts befremdendes, da wir wissen, dass ganze Ganglienanlagen (z. B. am Hypoglossus, und an den vordersten Halsnerven der Vögel) völlig zurückgebildet werden. Wenn aber die Zellen sich erhalten, so wird früher oder später auch wohl ihr Nachweis gelingen

Fassen wir den am Riechnerven gewonnenen Befund kurz zusammen, so ist nachzuweisen, dass ein kleiner Teil von Neuroblasten den Epithelbezirk, in dem er entstanden

ist, verlässt, und in das anstossende Mesoderm einwandert. Soweit es sich beurteilen lässt, liegen die ausgewanderten Neuroblasten einzeln, und bilden niemals Gruppen; sie zerstreuen sich über den ganzen Verlauf des Riechnerven, und treten in Verbindung mit dem centralen Ende, sowie mit dem Ursprungsbezirke dieses Nerven. Damit haben dann diese Zellen eine Ausbildungsstufe erreicht, die bei den Zellen beider Abteilungen des Ganglion n. acustici, des Ganglion cochleare (spirale) und des Ganglion vestibulare dauernd bestehen bleibt, bei den Zellen der Spinalganglien der Amnioten wenigstens vorübergehend existiert. Es ist aber noch fraglich, ob sich die bipolaren Nervenzellen im Riechnerven der Amnioten überall vorfinden und ob sie sich dauernd erhalten. Die aus diesen Zellen zur Riechgrube ziehenden Nervenfasern endigen frei an der Oberfläche des Epithels.

Die Neuroblasten in der Bahn des Riechnerven bilden jedenfalls nur einen kleinen Bruchteil sämtlicher Zellen, die aus dem Epithel der Riechgrube, gleichzeitig mit den Fasern des Riechnerven, austreten und in das Mesoderm gelangen. Diese Zellen bilden Stränge, welche die Fasern des Riechnerven ganz verdecken (Fig. 2.) Aus ihnen werden die zelligen Scheiden, welche die Fasern des Riechnerven zu Bündeln zusammenfassen und schon lange bekannt sind, wenn auch über ihre Bedeutung Zweifel bestanden. Nach den eingehenden Untersuchungen von Max Schultze (13) setzen sich die Zweige des N. olfactorius in der Nähe der Nasenschleimhaut zusammen aus „Strängen von 0,05 bis 0,09 mm Dicke, bestehend aus einer kernhaltigen Scheide, welche nach Wasser- oder Essigsäure-Zusatz erst recht deutlich wird, und einem bald mehr feinkörnig, bald mehr faserig erscheinenden Inhalt.“ (13, pag. 64.) Die Kerne in der Scheide sind länglich, stäbchenförmig; im Innern der Stränge,

zwischen den Fasern, liegen mehr elliptische Kerne, um welche herum noch eine umhüllende Substanz nachzuweisen ist.

Kölliker (27) fand bei menschlichen Embryonen den Riechnerven aus kernhaltigen Fibrillenbündeln zusammengesetzt; die Kerne waren ungleichmässig über die Bündel verteilt, so dass kernarme und kernreiche Stellen mit einander abwechselten. Kölliker war damals der Ansicht, dass die Kerne nicht einscheidenden Zellen, sondern den Nervenfasern selbst angehörten; er gab ferner an, dass „die kernhaltigen Fibrillenbündel der Nervi olfactorii von Embryonen die Vorläufer der kernhaltigen blassen Olfactoriusfasern der Erwachsenen sind.“ (27, pag. 18.) Die Differenz in der Deutung der Bilder, die zwischen Max Schultze und Kölliker bestand, blieb lange Zeit ungeschlichtet; noch His (7) hielt mit seinem Urteil über die Zugehörigkeit der Kerne im N. olfactorius zurück. Wenn die Ansicht von Kölliker sich bestätigte, würde der Riechnerv zeitlebens den Charakter eines Ganglions besitzen; wenn Max Schultze im Rechte sei, so bleibe noch zu untersuchen, wo die Zellen des Ganglion olfactorii verblieben.

Die Befunde über die Entwickelung der Riechnervenfasern haben auch über die Bedeutung der Kerne innerhalb der Riechnervenbündel entschieden. Da der Riechnerv von seinem ersten Auftreten an aus Achsencylinderfortsätzen besteht, wie jeder andere Nerv auch, so gehören die Kerne nicht den Nervenfasern an, sondern Zellen, die zwischen denselben liegen. Diese Zellen kommen aber nicht aus dem Mesoderm her, sondern stammen aus dem Epithel der Riechgrube; sie sind epitheliale Elemente. Da Kölliker neuerdings angiebt (28, pag. 873), „dass die Kerne (im Riechnerven) einer mesodermatischen Hülle angehören, welche die aus Achsencylindern bestehenden Bündel umschliesst“ so wäre seine auf histologischem Wege gewonnene Darstellung in Übereinstimmung mit dem Resultat der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung; nur das Wort „meso-

dermatisch" müsste durch „epithelial" ersetzt werden. Die Scheidenzellen im Nervus olfactorius stellen eine besondere Art der nervösen Stützsubstanz dar und sind eigenartig ausgebildeten Neurogliazellen vergleichbar. Hinsichtlich ihrer Herkunft und der Art ihrer Umwandlung erinnern sie an die Scheidenzellen des N. opticus. Diese, hervorgegangen aus dem Stiel der Augenblase, stellen beim embryonalen Sehnerven ein Zellennetz her, in dessen Maschen die Sehnervenfasern gelegen sind. Das Zellennetz erhält sich, umgiebt jedes Nervenbündel und dringt zwischen dessen einzelne Fasern hinein. Die Zellen lassen sich als platte verästelte Elemente isolieren. Weil nun die Fasern des Sehnerven eine Markscheide bekommen, lassen sich die Scheidenzellen von den Nervenfasern gut unterscheiden; den Fasern des Riechnerven fehlt aber die Markscheide und deshalb ist der Nachweis, dass sie unabhängig sind von den umgebenden Zellen, viel schwerer zu führen.

Schon vom ersten Auftreten an verhält sich der Riechnerv so, wie er im ausgebildeten Zustande gefunden wird. Seine Fasern entspringen von Ganglienzellen, die innerhalb des Epithels der Riechgrube sich bilden, und dort zeitlebens liegen bleiben. Diese peripheren Ganglienzellen sind die Riechzellen. Ein subepitheliales Ganglion, aus dem die Fasern des Riechnerven kommen, existiert nicht. Die Zellen, die als ein Ganglion aufgefasst sind, stammen zwar aus dem Epithel der Riechgrube ab, werden aber zu den Scheidenzellen für die Nervenfasern. Eine geringe Anzahl nervöser Zellen gelangt aber mit diesen Scheidenzellen zusammen wirklich aus dem Epithel der Riechgrube heraus in den Riechnerven herein. Hier wird jede Nervenzelle zu einer bipolaren Zelle, die einen Nervenfortsatz nach dem Bulbus olfactorius, einen andern nach der Riechgrube hin entsendet. Somit wird ein Anlauf zur Bildung eines Ganglion ge-

macht. Wahrscheinlich endigt der periphere Fortsatz der Ganglienzellen im Riechnerven frei innerhalb des Epithels der Riechgrube; es ist aber ungewiss, ob bei Amnioten diese Zellen zeitlebens sich erhalten. Bei Petromyzon bleiben sie bestehen.

Die Frage, welche Stellung dem Riechnerven in der Reihe der Kopfnerven gebühre, ist zu verschiedenen Zeiten aufgeworfen und in verschiedener Weise beantwortet worden, je nach dem Wechsel der Vorstellungen, die man über die Bedeutung der Kopfnerven und über ihre Stellung den Spinalnerven gegenüber hegte. Durch das ganze letzte Jahrhundert hindurch zieht sich das Bestreben, die Kopfnerven für gleichwertig den Spinalnerven zu erklären; und ein berühmter Aufsatz von Gegenbaur (29) schien die Homologie erwiesen zu haben. Die Kopfnerven liessen sich in Gruppen bringen, die, wie die Spinalnerven, aus motorischen und sensiblen Wurzeln zusammengesetzt sind. Der Begriff „sensible Wurzel“ war damals wesentlich physiologisch begründet; morphologisch waren zwar die sensiblen Abteilungen der Spinalnerven und einiger Kopfnerven durch den Besitz von Ganglien charakterisiert, aber auf dieses Ganglion wurde nicht soviel Wert gelegt, weil es nicht allen sensiblen Nerven zukam und dem Olfaktorius sowohl als dem Opticus fehlte. Dass in Wirklichkeit gerade das Ganglion die Ursprungsstätte der sensiblen Abteilung eines Nerven ist, haben erst die Untersuchungen von His (30) gelehrt. Die Ganglien sind die Ursprungskerne der sensiblen Fasern. Es wurde ferner von His (31) der Nachweis geführt, dass die sensiblen Fasern der Kopfnerven ebenso aus Ganglien sich entwickeln, wie die hinteren Wurzelfasern der Spinalnerven; dass dagegen sämtliche motorischen Nervenfasern, im Hirn wie im Rückenmark, aus dem centralen Nervensystem selbst herkommen. So ergab sich für

die morphologische Betrachtung der Kopfnerven eine neue Basis, die entwickelungsgeschichtliche. Ihrer Herkunft nach zerfallen die Kopfnerven sowohl wie die Rückenmarksnerven in zwei Gruppen; die medullaren Nerven entspringen im Centralorgan selbst, die Gangliennerven kommen aus selbständigen Ganglien her (32). Die medullaren Nerven sind motorisch (nur der Olfaktorius nicht, den man damals noch für einen medullaren Nerven hielt), die Gangliennerven sind sensibel.

Damals noch hielt man die Ganglien der Kopfnerven für völlig homolog denen der Spinalnerven, weil man sie aus der Ganglienleiste ableitete; es ist den Untersuchungen der neuesten Zeit (33, 34, 35) vorbehalten geblieben, nachzuweisen, dass die Ganglien der Kopfnerven nicht, wie die der Spinalnerven, einfache, sondern dass sie zusammengesetzte Bildungen sind. Die Ganglien der Kopfnerven bilden sich durch Vereinigung zweier Anlagen; die eine stammt aus der Ganglienleiste, die andere aus dem Ektoderm her. Ausserdem finden sich in den Kopfnerven noch Fasern vor, die aus einer lediglich vom Ektoderm kommenden Ganglienanlage herstammen. Die Stämme der Kopfnerven, welche von diesen Ganglien kommen, haben eine andere Lage, als die dorsalen Wurzeln der Spinalnerven; sie liegen nämlich dicht unter dem Integument, lateral von den Urwirbeln, während die dorsalen Wurzeln der Spinalnerven medial von den Urwirbeln gefunden werden. In einem und demselben Segment kommen Kopfnerven und Spinalnerven neben einander vor. Aus diesem Grunde kann keine Homologie der Kopfnerven und der Spinalnerven angenommen werden; die Kopfnerven bilden ein besonderes System, sie sind keineswegs modifizierte Spinalnerven.

Die ektodermalen Bezirke, die zu den Ganglien des Kopfes einen Beitrag liefern, liegen am dorsalen Rande der Kiemenspalten; die Nerven aus den Ganglien versorgen die Kiemen-

bogen. Deshalb ist das aus diesen Ganglien stammende System der Kopfnerven das „branchiale System“ benannt worden. Dazu gehören Trigeminus, Facialis, Acusticus, Glossopharyngeus, Vagus. An jedem dieser „Branchialnerven“ kommen zwei Ganglienanlagen zur Beobachtung, das Hauptganglion und das epibranchiale Ganglion. Das Hauptganglion entsteht durch Verschmelzung einer von der Ganglienleiste gelieferten medialen Anlage mit einer zweiten, aus dem Ektoderm stammenden Bildung, dem lateralen Ganglion (v. Kupffer, 33). Aus dem verdickten Ektoderm gelangt eine Anzahl von Zellen in die mediale Anlage hinein.

Eine andere Verdickung der Epidermis bildet sich am dorsalen Ende einer jeden Kiementasche. Aus dieser Verdickung tritt eine Anzahl von Zellen heraus, gelangt in den aus dem Hauptganglion kommenden Nervenstamm, und bildet ein zu ihm gehörendes zweites Ganglion, das epibranchiale Ganglion. Es ist also ein Teil der Zellen des Hauptganglion und das gesamte epibranchiale Ganglion ein Produkt isolierter besonderer Ektodermbezirke des Kopfes, die ausserhalb des Bereiches der Ganglienleiste gelegen sind.

In der Reihe der Epidermisbezirke, die den lateralen Anteil der Hauptganglien liefern, liegt die Anlage des Labyrinthbläschens; in der Reihe der Anlagen der epibranchialen Ganglien, aber vor dem Bereich der Kiemengegend, findet sich die Anlage der Linse. Diese Ektodermbezirke sind ihrer Lage nach zu den Anlagen der Epibranchialganglien zu stellen. Es kommt aber nur von seiten des Labyrinthbläschens zu einer Ganglienbildung, und diese tritt in Beziehungen zum N. facialis, acusticus, glossopharyngeus (v. Kupffer, 36).

Der N. olfactorius entspringt weit vor der Kiemenregion; er kommt aber lediglich aus dem Ektoderm. Er kann deswegen nur zu dem System der branchialen Nerven gestellt werden.

Da er eines ganglionären Anteils ganz entbehrt, wäre er wohl demjenigen Abschnitt eines Branchialnerven zu vergleichen, der aus dem Ganglion epibranchiale stammt. Die Riechgrube ist gleichwertig einer Epidermisplakode am Rand einer Kiemenspalte. Es ist von Bedeutung, dass sich eine derartige Plakode, ein nervenzellenhaltiger Epidermisbezirk, auch in einer Gegend des Kopfes vorfindet, in der keine Kiemenspalte angelegt wird. Kiemenspalten und nervöse Epithelbezirke gehören nicht notwendig zu einander. Eine Verschiedenheit zwischen Riechgrube und Epidermisplakode der Kiemenregion liegt aber im Verhalten ihrer nervösen Zellen. Diese wandern nicht aus der Epidermis aus, sondern verbleiben in ihr und machen ihre vollständige Entwickelung zu den nervösen Riechzellen innerhalb des Epithels durch. Diese Thatsache veranlasst uns, dem Riechnerven eine besondere Stellung unter den branchialen Kopfnerven zuzuerkennen. Jedenfalls ist sein Verhalten das primitivere und das drückt sich auch darin aus, dass seine Fasern zeitlebens marklos bleiben. Einen Übergang zu dem Verhalten der an den Kiemenbogen gelegenen Nerven finden wir aber in der Auswanderung eines kleinen Bruchteils nervöser Zellen aus dem Epithel heraus in die Bahn des Riechnerven selbst. Ein Vorgang, der beim Riechnerven nur eingeleitet wird, erweist sich bei den folgenden Nerven als durchgeführt.

Histogenetisch bestehen Ähnlichkeiten im Verhalten des N. olfactorius und des N. acusticus. Die Zellen des Ganglion acustici stammen wenigstens zum Teil aus dem Epithel des Labyrinthbläschens, der Labyrinthplacode, her. Nun wissen wir, dass diese Zellen zeitlebens in der Nähe der Abkömmlinge des Labyrinthbläschens liegen bleiben, und sich in bipolare Zellen umwandeln, die in den Nervus acusticus eingeschaltet erscheinen. Eine gleiche Umwandlung macht wenigstens ein kleiner Teil der nervösen Zellen des N. olfactorius durch.

Die peripheren Nervenfortsätze der Ganglienzellen des

Acusticus endigen frei im Epithel des Schneckenganges, sowie des Sacculus und des Utriculus; ebenso endigen die peripheren Ausläufe der Ganglienzellen im Riechnerven frei im Epithel der Riechgrube. Würden alle Riechzellen aus dem Epithel der Riechgrube auswandern, so würde zu erwarten sein, dass eine vollständige Übereinstimmung im Verhalten des Riechnerven und des Hörnerven anzutreffen wäre.

Marburg im Juni 1897.

Litteratur.

1. Disse, Über die erste Entwickelung des Riechnerven. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften in Marburg. 1896, Nr. 7 (Oktober).
2. Milnes Marshall, Morphology of the vertebrate olfactory organ. Quarterly Journal of microsp. Sciences, vol. 19, 1879.
3. Derselbe, Development of cranial nerves in the chick. Quarterly Journal of microscop. Sciences, Vol. 18, 1878.
4. Kölliker, Entwickelungsgeschichte, 2. Aufl., 1879.
5. Beard, The system of branchial sense-organs and their associated ganglia in Ichthyopsidae. Quarterly Journal of microscopical Science, 1885.
6. His, W., Über die Entwickelung des Riechlappens und des Riechganglions und über diejenige des verlängerten Markes. Verhandl. der anatom. Gesellschaft auf der 3. Versammlung zu Berlin 1889.
7. Derselbe, Die Formenentwickelung des menschlichen Vorderhirns. Abhandl. der mathematisch-physischen Klasse der kgl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, Bd. XV, 1889.
8. Derselbe, Die Neuroblasten und ihre Entstehung im embryonalen Mark. Abhandl. der kgl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, Bd. XXVI, ebenso im Archiv f. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte 1889.
9. v. Kölliker, Über die erste Entwickelung der Nervi olfactorii. Sitzungsberichte der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg, 1890, XIV. Sitzung, 12. Juli.
10. Chiarugi, Observations sur les premières phases du développement des nerfs encéphaliques chez les mammifères, et, en particulier, sur la formation du nerf olfactif. Arch. Ital. de Biologie, vol. XV, 1891, pag. 418—426.
11. Platt, Julia B., Further contribution to the Morphology of the vertebrate head. Anatomischer Anzeiger, Bd. VI, 1891.
12. Minot, Sedgwick, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Deutsche Ausgabe von Sandor Kaestner, 1894.
13. Schultze, Max, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut Schriften der naturforschenden Gesellschaft zu Halle, Bd. VII, 1862.
14. Ehrlich, Über die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Deutsche med. Wochenschrift, 1886.
15. Ramón y Cajal, S., Origen y Terminacion de las fibras, nerviosas olfatorias. Gazeta sanitaria municipal di Barcelona, December 1890.

16. van Gehuchten, Le bulbe olfactif chez quelques mammifères. La cellule, tome VII, 1891.
17. Retzius, G., Zur Kenntnis der Nervenendigungen in der Riechschleimhaut. Biologische Untersuchungen, Neue Folge, Bd. 4, 1892.
18. von Brunn, Die Endigung der Olfactoriusfasern im Jacobsonschen Organ des Schafes. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 39, 1892.
19. v. Lenhossék, Die Nervenursprünge und Endigungen im Jacobsonschen Organ des Kaninchens. Anatom. Anzeiger, Bd. VII, 1892, pag. 628.
20. Ramón y Cajal, S., Neue Darstellung vom histologischen Bau des Centralnervensystems. Übersetzt von Hans Held. Archiv f. Anatomie und Entwickelungsgeschichte. 1893.
21. v. Kölliker, Gewebelehre. 6. Aufl., Bd. II, 1896.
22. Kallius, Ein einfaches Verfahren, um Golgische Präparate für die Dauer zu fixieren. Anatomische Hefte, Bd. 2, 1892, pag. 271.
23. v. Brunn, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der menschlichen Nasenhöhle. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 39, 1892.
24. Ramón y Cajal, S., A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle épinière du poulet? Anatom. Anzeiger, Bd. V, 1890, pag. 609.
25. v. Mihalcovics, Entwickelungsgeschichte des Gehirns, 1877.
26. Pogojeff, Über die feinere Struktur des Geruchorganes des Neunauges. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 31, 1888.
27. v. Kölliker, Zur Entwickelung des Auges und des Geruchsorgans menschlicher Embryonen. 1883.
28. Derselbe, Gewebelehre. 6. Aufl., Bd. 2, 1896.
29. Gegenbaur, Über die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels. Jenaische Zeitschrift, Bd. VI, 1871.
30. His, W., Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarks und der Nervenwurzeln. Abhandl. der math.-phys. Klasse der kgl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, Bd. 13, 1886.
31. Derselbe, Die Entwickelung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Arch. f. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte, 1887.
32. Derselbe, Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Arch. f. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte, 1887.
33. v. Kupffer, Die Entwickelung von Petromyzon planeri. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 35, 1890.
34. Derselbe, Die Entwickelung der Kopfnerven der Vertebraten. Referat. Verhandl. der anatomischen Gesellschaft auf der Versammlung zu München. 1891.
35. Froriep, Entwickelungsgeschichte des Kopfes. Ergebnisse der Anatomie u. Entwickelungsgeschichte von Merkel u. Bonnet, Bd. I, 1892.
36. v. Kupffer, Die Entwickelungsgeschichte des Kopfes. Ergebnisse der Anatomie u. Entwickelungsgeschichte von Merkel u. Bonuet, Bd. V., 1896.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XX—XXIII.

Fig. 1. Hühnerembryo vom Anfange des vierten Tages. Querschnitt des Kopfes, durch die Riechgrube. Karminpräparat. $\frac{300}{1}$.

Fig. 2. Hühnerembryo vom Ende des vierten Tages. Querschnitt des Kopfes, durch Riechgrube und Riechnerven. Karminpräparat. $\frac{300}{1}$.

Fig. 3. Hühnerembryo vom dritten Tage. Sagittalschnitt des Kopfes durch die Riechgrube, Neuroblast u. Epithelzellen. Golgi-Präparat. $\frac{300}{1}$.

Fig. 4. Hühnerembryo vom fünften Tage. Sagittalschnitt des Kopfes, durch Riechgrube und Riechnerven. Ursprung der Fasern des Riechnerven aus Riechzellen, die im Epithel der Riechgrube liegen. a Neuroblast im Epithel. b, c Neuroblasten im Riechnerven. Golgi-Präparat. $\frac{150}{1}$.

Fig. 5. Hühnerembryo vom fünften Tage. Sagittalschnitt des Kopfes, durch die Riechgrube. Verschiedene Formen von Nervenzellen im Riechepithel. Ausbildung des peripheren Fortsatzes. Golgi-Präparat. $\frac{300}{1}$.

Fig. 6. Hühnerembryo vom fünften Tage. Sagittalschnitt des Kopfes durch die Riechgrube und den Riechnerven. Neuroblasten und bipolare Nervenzellen im Riechnerven. a Neuroblast (unipolare Zelle) dicht unter dem Epithel der Riechgrube, c unipolare Zelle nahe dem Hirn, b bipolare Zelle im Riechnerven mit längerem centralen, kürzerem peripheren Fortsatz. Golgi-Präparate. $\frac{200}{1}$.

Fig. 7. Hühnerembryo vom achten Tage. Sagittalschnitt des Kopfes, Längsschnitt des Riechnerven. a unipolare Nervenzelle im Riechnerven, die den nervösen Fortsatz nach dem Gehirn zu schickt. Das kelchförmige centrale Ende des Riechnerven umfasst den Bulbus olfactorius. Golgi-Präparat. $\frac{150}{1}$.

Fig. 8. Hühnerembryo vom achten Tage. Sagittalschnitt des Kopfes, Längsschnitt durch die centrale Hälfte des Riechnerven. a bipolare Nervenzelle im Riechnerven; der lange periphere Fortsatz zieht nach der Riechgrube hin. Der centrale Fortsatz ist kurz abgeschnitten. Das centrale Ende des Riechnerven deutlich. Golgi-Präparat. $\frac{300}{1}$.

Fig. 9. Hühnerembryo vom fünften Tage. Durchschnitt des Epithels der Riechgrube. Eine feine Nervenfaser durchsetzt das Epithel und endigt frei mit einer leichten Anschwellung. Golgi-Präparat. $\frac{300}{1}$.

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität Göttingen.)

BEITRÄGE
ZUR
ENTWICKELUNGSGESCHICHTE
DES
KEHLKOPFES.

VON

E. KALLIUS, GÖTTINGEN.

Mit 24 Figuren auf Tafel XXIV—XXVI.

Die Entwickelungsgeschichte des Kehlkopfes des Menschen und der höheren Tiere ist im allgemeinen schon öfters Gegenstand der Untersuchung gewesen. Aber zusammenhängende Darstellungen fehlen fast ganz, und so kommt es, dass die Schilderungen dieses Kapitels in den neueren und neuesten entwickelungsgeschichtlichen Lehr- und Handbüchern meist sehr dürftig und unvollständig sind.

In den Werken von Kölliker (18), Hertwig (15), Minot (24), Schulze (34) ist diesem Teil nur ein sehr kleiner Abschnitt gewidmet; die Angaben sind auch zum Teil widersprechend, so dass danach unmöglich ein klares Bild des Entwickelungsganges gewonnen werden kann. Auch die neueste Arbeit auf dem Gebiete, von Zuckerkandl (38), giebt keine zusammenhängende Darstellung. Gewisse, leicht zu beobachtende Thatsachen werden im allgemeinen richtig beschrieben, aber das genügt natürlich nicht die Art der Ausbildung deutlich zu machen. Speziellere Angaben sind zuerst von Fleischmann (9) gemacht, der wie es scheint, recht gut beobachtet hat, wenn auch von nachfolgenden Autoren seine Schrift fast durchweg angegriffen ist. Weiterhin sind die Untersuchungen von v. Baer (2), Rathke (26), Valentin (36), Reichert (29) und Arnold (1) zu erwähnen, die im wesentlichen sich damit beschäftigen das Schlundbogengebiet, in dem sich die Kehlkopfanlage bei dem betreffenden Individuum vollzieht, festzustellen.

Freilich hat dieses Thema in neuerer Zeit sicher an Interesse verloren, da sich durch die bedeutsamen Beobachtungen von Henle (14), Dubois (6), Gegenbaur (11), Göppert (12) etc. mit Sicherheit herausgestellt hat, dass die Frage von einem anderen Gesichtspunkt angesehen werden muss, und Klarheit hierin nur durch vergleichend-anatomische Forschung gebracht werden kann. Hierdurch sind höchst überraschende Ergebnisse gewonnen worden, die uns eine neue Auffassung der Entwickelung des Kehlkopfes und seiner Knorpel gelehrt haben. Ganz ohne Interesse ist die eben genannte, von älteren Autoren erörterte Frage natürlich nicht, denn es ist die Art der definitiven Verwendung der Schlundbogen bei höheren Tieren von grösster Wichtigkeit, und die Arbeiten von His (16) und Born (4) zeigen zur Genüge, wie wertvoll derartige Betrachtungen sind.

Rein morphologisch haben in neuerer Zeit Schottelius (32), Roth (3) und Ganghofner (10) gearbeitet. Bei letzterem sind die Ergebnisse der Arbeiten bis zum Erscheinen der Hisschen Monographie übersichtlich zusammengestellt, so dass ich in dieser Hinsicht auf ihn verweisen darf. Bei der spezielleren Schilderung eigener Untersuchungen findet sich ohnehin Gelegenheit genug, auf einzelne Punkte der genannten Arbeiten zurückzukommen.

Aus demselben Grunde kann es unterlassen werden die Ergebnisse der Arbeiten von His und der jüngsten von Nicolas (25) hier genauer auseinanderzusetzen. Es wird sich später zeigen, was davon mit den vorliegenden Untersuchungen übereinstimmt, was fehlt, oder nicht mit ihnen in Einklang zu bringen ist.

Man darf nicht erwarten, dass in dieser Arbeit Material zur endgültigen Lösung der Frage nach der phylogenetischen Abstammung des Kehlkopfes und seines Skelettes geliefert wird; wie schon erwähnt, ist dazu überhaupt der Säugetierkehlkopf einer oder weniger Species nur mit grosser Vorsicht zu gebrauchen; es wird vielmehr hier nur der Versuch gemacht, das, was

von der Phylogenie in der Ontogenie wiederkehrt, aufzusuchen, und so eventuell einige Thatsachen in der Entwickelung des menschlichen Kehlkopfes auf Grund jener zum Teil wohl begründeten Hypothesen zu erklären. Andererseits soll aber auch die Organogenie des Kehlkopfes an sich so eingehend geschildert werden, dass ein möglichst vollständiges Bild der Entstehung der Form des Kehlkopfes erhalten werden kann.

Angestellt wurden die Untersuchungen an menschlichem Material, nachdem an sorgfältigen Beobachtungen der Entwickelung unserer Haustiere (Hund, Kaninchen, Schwein, Schaf, Rind) die nötige Erfahrung gesammelt war. Auch zeigte sich, dass letztere wohl geeignet waren einige leider vorhandene Lücken des menschlichen Materiales auszufüllen.

Meist wurden Horizontalserien (von 15—20 μ) der Embryonen verwendet. Die Beurteilung von Sagittalserien wird dann erst mit Sicherheit richtig, wenn man an jenen genaue Kenntnisse gewonnen hat. Sie allein zur Untersuchung zu verwerten erhöht die Schwierigkeiten ausserordentlich. Ganz besonderer Wert wurde auf die Anfertigung von Rekonstruktionen[1]) nach der Bornschen Methode gelegt. Diese haben es allein erst ermöglicht, völlige Klarheit in manchen schwierigen Teilen zu erlangen. Es ist wohl unnötig hier nochmals als Lobredner dieser unschätzbaren Methode aufzutreten: Ihre absolute Notwendigkeit für entwickelungsgeschichtliche Arbeiten ist ja allgemein anerkannt, und ihre Ergebnisse entschädigen vollauf für die Mühe, die man bei Herstellung der Modelle verwendet hat. Im grossen und ganzen wurde nach den Bornschen Vorschriften gearbeitet. Kleine Modifikationen nimmt wohl jeder, der sie anwendet, mit ihr vor, es scheint aber überflüssig, sie genauer zu beschreiben.

[1]) Um die Formverhältnisse des Kehlkopfes und der benachbarten Teile zu erhalten, wurde das Epithelialrohr rekonstruiert, da die Bilder, die man bekommt, wenn man den Hohlraum allein modelliert — was sonst bei derartigen röhrenförmigen Gebilden oft zweckmässig ist — des stellenweise eben nicht vorhandenen Lumens wegen wenig anschaulich sind.

Entstehung der Formverhältnisse des Kehlkopfes.

In der Litteratur wird die erste Anlage des Kehlkopfes immer zusammengebracht mit der Trachea, und es heisst allgemein, er gehe aus dem Anfange der Trachea hervor. Das ist aber nicht unbedingt richtig, denn man erkennt die Stelle der Kehlkopfanlage ganz genau schon zu einer Zeit, wo von einer Trachea noch gar keine Rede ist, d. h. wo die Speiseröhre und die Luftröhre noch ein gemeinsames Rohr bilden. Deswegen darf man nicht sagen, dass der Kehlkopf an der Stelle entstehe, wo die Trachea in den Schlund einmündet. Man kann vielmehr nur sagen, dass die Trennung der Luftröhre von der Speiseröhre bis zu der Stelle erfolgt, wo die Kehlkopfsanlage sich befindet. Jene Darstellung hätte nur dann Berechtigung, wenn an der Stelle der Kehlkopfsanlage die Trachea mit den Lungen hervorsprosste, das ist aber natürlich nicht den Thatsachen entsprechend.

Der Ort der Kehlkopfsanlage ist deswegen sehr wohl schon vor der Abspaltung der Trachea zu bestimmen, weil sie an die Schlundbögen gebunden ist. Sie liegt unterhalb des Einganges zur letzten inneren Schlundtasche. Nach der Zählung von His und Born ist diese am weitesten kaudal liegende Tasche die vierte. Ein derartiges Stadium vom Menschen stand mir leider nicht zur Verfügung, aber aus den Abbildungen und kurzen Angaben von His[1]) darf man schliessen, dass diese Vorgänge dort ganz ähnlich sind wie bei Säugetierembryonen. Von einem Hundeembryo habe ich eine Rekonstruktion dieser Gegend angefertigt, nach der diese Angaben gemacht sind. Daran sieht man den Kehlkopfseingang bezeichnet durch zwei

1) His (16) hat diese eben geschilderten Verhältnisse ganz richtig beschrieben, trotzdem begegnet man immer noch der gerügten, falschen Angabe.

symmetrische Wülste, die unterhalb der vierten Schlundtasche das Vorderdarmrohr von der Seite her zusammendrücken, so dass der grösste Dickendurchmesser dieser platten Röhre in dorsoventraler Richtung liegt. Wenn man auf diese beiden Wülste, von der Schädelgegend her, hinaufblickt, so sieht man, dass sie beide ihrer kugeligen Begrenzung entsprechend, das Vorderdarmrohr in der Mitte am engsten zusammen drücken, während dorsal und ventral noch eine grössere Lücke bleibt. Es muss so also an der Stelle eine derartige Figur 8 entstehen.

Am kaudalen Ende der platten Röhre beginnen eben die Lungenanlagen hervorzusprossen. Die beiden symmetrischen Wülste treten schon sehr früh auf und haben für die Entwickelung des Kehlkopfes eine grundlegende Bedeutung: man kann ihren Übergang zu den später noch oft zu erwähnenden Arytänoidwülsten genau verfolgen, und deswegen kann man auch die eben genannte Stelle mit Sicherheit für die Anlage des Kehlkopfes und seines Einganges gelten lassen.

Nun muss, meine ich, die Vermutung nahe liegen, dass diese Wülste mit dem Kiemenapparat in Beziehung stehen; es sind Wülste, die an der lateralen Wand des Vorderdarms liegen, wie die übrigen bekannten Schlundbögen. Freilich bedingen diese letzteren eine entsprechende äussere Hervorwölbung in der Halsgegend, die den eben beschriebenen fehlt; ausserdem sind die vier bekannten Wülste kaudal abgegrenzt durch entsprechende Schlundtaschen. Solsche Taschen befinden sich hier nur am kranialen Rande der Wülste (die vierten Schlundtaschen), am kaudalen Rande sind sie in diesem Stadium aber nicht zu sehen. Trotz alledem darf man vielleicht doch diese Wülste als rudimentären fünften Schlundbogen auffassen, wenn sie auch nur noch einen Eindruck an der lateralen Wand des Vorderdarmes gemacht haben. Eine Reduktion der Schlundbögen ist ja zweifellos in kaudaler Richtung bei den höheren Tieren eingetreten; warum soll man nur das als Schlundbogen deuten,

was aussen am Embryo sichtbar ist, wo es doch eigentlich wahrscheinlich ist, dass diese Bildungen am Darmrohr noch besser zu beobachten sind, da dieses nicht so weitgehend umgebildet wurde, wie gerade der äussere Hals der höheren Tiere. Aber es ist noch ein anderer Umstand, der zur Stütze dieser Vermutung, dass es sich hier um einen rudimentären Schlundbogen handele, herangezogen werden kann. In einer jüngst erschienenen Arbeit spricht Kohlbrugge (19) nebenbei die Vermutung aus, dass vielleicht der Ventriculus laryngis (Morgagni) eine Kiementasche ist, und dann hätten wir, wenn die Vermutung sich bewahrheiten sollte, in diesen Taschen vielleicht die kaudale Abgrenzung des eben geschilderten fünften Schlundbogens. Auffallen muss dann, dass der Ventriculus in der Ontogenie so spät auftritt, aber das liesse sich vielleicht durch die eigentümlichen Umwandlungen, die das Stimm- und Sprachorgan bei den höheren Tieren erfährt, erklären[1]). Ich glaube also berechtigt zu sein, diese Arytänoidwülste als fünfte rudimentäre Schlundbögen zu bezeichnen, wenn auch His davon absteht. Er sagt nämlich, dass er es „für unzweckmässig halte, ein schon unzweifelhaft dem Rumpf angehöriges Gebilde unter die sonst dem Kopf angehörigen Schlundbogen zu zählen". Demgegenüber möchte ich hervorheben, dass dieser Abschnitt eben dann nicht dem Rumpf angehört, wenn es wahrscheinlich gemacht ist, dass er zum Kiemenapparat in Beziehung steht.

Die untere Abgrenzung dieses Bogens durch den Ventriculus laryngis ist allerdings eine vorläufig schwach gestützte Vermutung, deren Bestätigung nur vergleichend-anatomische Untersuchungen bringen könnten.

In dem soeben beschriebenen Stadium, wo also Trachea und Ösophagus noch nicht getrennt, die beiden Lungenknospen

---

[1]) Dass die Zahl der Aortenbögen einen fünften Kiemenbogen rechtfertigt, sei nur nebenbei erwähnt. Vergl. darüber His (16).

aber schon hervorgewachsen sind, ist das Lumen in dem ganzen Darmteil vorhanden, wenn auch an den Stellen, wo die beiden mehrfach erwähnten Arytänoidwülste hineinragen, nur ein feiner Spalt zu sehen ist.

Bei einem etwas weiter fortgeschrittenen Entwickelungsstadium, an dem die Trachea vom Ösophagus vollständig abgetrennt ist, haben diese beiden Gebilde schon die Form eines rundlichen Rohres angenommen. Die Stelle aber, wo die beiden Arytänoidwülste sich befinden, ist auf dem eben geschilderten Stadium des spaltförmigen Lumens stehen geblieben. Ja, es hat sich der Spalt noch etwas verengert, da sich diese beiden Wülste jetzt ganz dicht an einander legen, und sogar eine teilweise Verschliessung des primitiven Kehlkopfeinganges herbeiführen. Es kommt an gleich näher zu schildernden Stellen zu einer wirklichen Epithelverklebung, bei der es unmöglich ist, die Epithelschichten von einander zu trennen. Diese Epithelverklebung ist zuerst von Roth (31) genauer beschrieben worden. Er hatte aber offenbar recht unklare Vorstellungen von den topographischen Verhältnissen jener Gegend im Embryo, denn er glaubte, die verklebten Epithelmassen „als den Rest der Zellmassen betrachten zu müssen, welche die epitheale Scheidewand zwischen Vorderdarm und Mund-Rachenbucht bildeten". Kölliker hat diese Annahme schon in seinem Lehrbuch als irrige zurückgewiesen; und wenn Roth weiterhin sagt: „demzufolge ist es wahrscheinlich, dass die Verklebung des Aditus ad laryngem nicht in ähnlicher Weise eingeleitet wird, wie z. B. jene der Augenlider" so kann ich demgegenüber mit Bestimmtheit versichern, dass da, wo die Verklebung überhaupt stattfindet, sie sich genau in der gleichen Weise bildet, wie bei den Augenlidern. Die beiden vorher noch recht wohl von einander entfernten Wülste wachsen genau wie dort, auf einander zu, und verkleben an den Berührungflächen. Ausser von Kölliker sind die thatsächlichen Angaben Roths dann bestätigt worden von Putelli (26)

und Ganghofner (10) und dann in die Lehrbücher übergegangen [vergl. Minot (24), Bonnet (3), Schultze (34)]. Dass der Kehlkopfseingang beim Menschen so verengt ist, dass er keine Luft durchlässt, die von der Trachea aus hineingeblasen wird, sah schon Fleischmann (9), er konnte aber keine genügende Erklärung dafür angeben.

An dem letzten, eben erwähnten Stadium, von dem auch eine Rekonstruktion angefertigt wurde, kann man als weiteren Fortschritt in der Entwickelung beobachten, dass die beiden Arytänoidwülste sich nun auch gegen die ventrale Vorderarmwand hin ausgedehnt haben und dadurch eine Art Verbindung eingegangen sind mit den dort auch von His beschriebenen Wülsten, die weiter kranialwärts die ventrale Wand bilden und Träger der beiden Aorten sind. Dort bildet sich, wie wir noch zu erläutern haben werden, die Epiglottis und die Zunge. Es stellt sich diese Verbindung der Arytänoidwülste mit jenen beiden „Zungengrundwülsten" erst sekundär her; in der ersten Anlage ist davon durchaus noch nichts zu bemerken, wie wohl hervorzuheben ist. Dadurch wird zugleich die vierte Kiementasche in ihren medialen Teilen abgeflacht und es bereitet sich so die Abschnürung der lateralen Teile der Tasche vor, deren Schicksale bekannt sind, die uns aber hier nicht weiter interessieren.

Bei dem zuerst beschriebenen Stadium, das vom Hunde stammte, wurde schon gesagt, dass die beiden Arywülste im mittleren Teil sich zu nähern beginnen und dann dort das Lumen zu einem sehr engen Spalt zusammendrücken. Bei dem weiterhin beschriebenen Stadium, das beim Rind, Schwein, Kaninchen und bei der Maus beobachtet wurde, haben sich dann die genannten Wülste an den Stellen, die am stärksten in das Lumen vorragen, eng an einander gelegt und dort kommt es, am Eingang des Kehlkopfes, denn von diesem darf man nach dem

oben Gesagten sehr wohl reden, zu der schon kurz erwähnten Epithelverklebung. Es bleiben demnach nur noch ventral und dorsal von dieser verklebten Stelle Öffnungen. Die ventrale reicht nur eine kurze Strecke kaudalwärts, da sie dann durch die sich dorthin ausdehnende Epithelverklebung ebenfalls geschlossen wird. Dort, wo letzteres erfolgt ist, nimmt der spaltförmige Querschnitt des Larynx zunächst in dem ventralen Teile an Länge ab und geht ganz allmählich in den rundlichen Trachealquerschnitt über.

Es verhält sich die ventrale Begrenzungslinie dieses Kehlkopfes ganz ähnlich, wie in dem etwas späteren und vom Menschen stammenden Stadium, das in Fig. 1 im Medianschnitt abgebildet ist. Die für den erwachsenen Kehlkopf also so ausserordentlich charakteristische winklige Knickung des Epithelialrohrs an der ventralen Seite ist auch hier schon vorhanden.

Die dorsal von der besprochenen Epithelverklebung gelegene Öffnung ist bei dem Stadium nicht nur am Eingang des Larynx vorhanden, sondern sie setzt sich auch ganz deutlich in der Reihe der Querschnitte nach und nach in das Lumen der Trachea fort. Dabei ändert sie notwendig die Form, indem die schmale Spalte sich allmählich in das rundliche Lumen der Trachea verwandelt. Die Epithelverklebung verschliesst also nicht den Kehlkopfseingang vollständig, sondern es bleibt eine Kommunikation zwischen Rachen und Trachea bestehen, die, soweit ich gesehen habe, überhaupt nie ganz schwindet. Wir werden auf diesen Punkt natürlich in den späteren Stadien auch noch genau zu achten haben, und es sollen dort die etwa eintretenden Veränderungen beschrieben werden.

In dem Stadium, mit dem wir uns augenblicklich beschäftigen, ist die Öffnung noch deutlich spaltförmig — im oberen

Teil — aber mit Sicherheit auch nur bei sehr gut konserviertem Material zu sehen. An Sagittalschnitten kann man sich nur dann völlige Klarheit darüber verschaffen, wenn man einen genauen Medianschnitt besitzt oder konstruiert hat. Bei weitem am leichtesten kann man dies an Horizontalschnitten untersuchen, die, wie schon erwähnt, am brauchbarsten für die Orientierung am Kehlkopf sind.

Wenn wir uns an diesem Stadium nun nach der Epiglottis oder ihrer Anlage umsehen, so müssen wir sie an der kranial von den Arytänoidwülsten gelegenen ventralen Wand des Vorderdarmrohres suchen. Dort finden wir in der Mittellinie eine Rinne, die sich kaudalwärts direkt in die zwischen den Arytänoidwülsten befindliche Spalte fortsetzt. Diese Rinne wird begrenzt von zwei Wülsten, die auch His u. a. beschrieben haben, wie auch schon erwähnt wurde. Sie wurden mit dem Namen „Zungengrundwülste“ belegt, da sie nach den von His und Born angestellten Untersuchungen den Zungengrund bilden. Mit diesen Wülsten fliessen allmählich die Arytänoidwülste zusammen, wie ebenfalls bereits gesagt wurde; es bleibt aber durch die kraniale Aufbiegung der Vorderdarmwand an der Stelle des Zusammenfliessens eine immerhin deutliche Abgrenzung jener beiden Paare von Wülsten bestehen.

Nun liegt wohl die Frage nahe, warum diese Zungenwülste an jener Stelle, wo sie mit den Arytänoidwülsten zusammenstossen, nicht „Epiglottiswülste oder -Anlagen“ genannt werden, da wir doch zweifellos an jener Stelle die Epiglottis oder ihre Anlage erwarten müssen. Die Antwort darauf ist: Um von einer Epiglottisanlage sprechen zu können, müssen wir notwendigerweise imstande sein, sie an irgend einer Stelle von der Zungenanlage abzugrenzen. Das ist aber nicht möglich. Wenn wir in der Rinne zwischen den Zungengrundwülsten oder auch an dem völlig zusammengewachsenen

Fig 1

Epiglottis

Tub. cornic.

Tub. cun.

Fig 5

Fig 6

Fig 2

Hyoid

Fig 4

Cri

Fig 5

Fig 6

Fig 7

Fig 8

Thyreoid

Oesoph

Fig 3

Tub. cun

Tub corniс

Ep

Fig. 9

Hy

Fig 10

Thyreoid

Cri

Cri

Fig. 4.

Cartil. cun.

Cart. corn

Fig 10

m. thyr. aryt

Oesophag

Hyoid

Fig 9

Thyreoid

Fig 11

v

d

und gebildeten Zungengrunde (etwas älteres Stadium) kranialwärts weitergehen, so kommen wir erst zu einer gewissen Abgrenzung am Foramen coecum der Zunge (Stelle der medianen Thyreoidia-Anlage).

Dort sind wir natürlich schon über die kraniale Spitze der Epiglottis hinaus. Wir haben also zu einer gewissen Zeit der Entwickelung einen Zustand vor uns, wo der Zungengrund sich vom Foramen coecum bis zum Aditus laryngis, d. h. bis zu dem engen Spalt zwischen den mächtigen Arytänoidwülsten erstreckt.

Erst nach Ausbildung dieses Stadiums kommt es zur Anlage der Epiglottis, indem sich, wie ich kurz vorwegnehmen will, an einer bestimmten Stelle eine quere Falte erhebt; von diesem Augenblicke an kann dann sofort von einer Epiglottis mit Recht gesprochen werden.

Damit wird also gesagt, dass ontogenetisch die Epiglottis ganz eng mit dem Zungengrunde verbunden ist, wo für sich ja auch bei dem erwachsenen Organ manche Anhaltspunkte, so in dem Epithel und in dem Vorkommen von Geschmacksknospen zeigen.

Damit stimmt gut überein, wenn His sagt, dass „die Anlage der Zunge und diejenige des Kehldeckels[1]) durch longitudinale Verwachsung zweier Hälften sich bildet“, eben jener beiden „Zungengrundwülste“.

Allerdings scheint er nicht betont zu haben, dass nach dieser „longitudinalen Verwachsung“ und Ausgleichung der dort befindlichen Rinne, durch quere Faltenbildung die Epiglottis abgegrenzt wird; wenigstens kann ich das nicht mit Sicherheit aus seinen Zeichnungen ersehen.

Roth beschreibt die Anlage der Epiglottis als bogenförmige Leiste, die aus zwei paarigen Wülsten zusammengesetzt ist; die

---

[1]) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

Darstellung ist durchaus nicht sehr klar, ebenso wenig, wie seine Abbildungen. Ich glaube nämlich, dass die in seiner Fig. 1 quergetroffenen Wülste entweder jene öfter erwähnten Zungengrundwülste sind, oder gar die Anfangsteile der Arytänoidwülste. Jedenfalls habe ich mich nicht an einem ungefähr gleichalterigen Kaninchenembryo von einem derartigen Aussehen der Epiglottisanlage überzeugen können.

Ganghofner hat ein „kleines Hügelchen, dessen gegen den Rachen abfallende hintere Wand rinnenförmig ausgehöhlt erscheint", als erste Anlage der Epiglottis gesehen. Dieses dehnt sich dann erst später lateral zum Kehlkopfseingang hinaus. Diese Schilderung stimmt wohl leidlich mit der Annahme, dass die Epiglottis als quere Leiste sich entwickelt, überein.

Vom Menschen konnte ich einen Embryo, an dem noch keine Epiglottisanlage vorhanden war, nicht erhalten. Diese Lücke dürften aber wohl wiederholte Beobachtungen an Embryonen verschiedener Tierspecies ausfüllen, denn ich glaube, dass nach alledem, was ich von der Entwickelung des menschlichen Larynx und verschiedener Tiere gesehen habe, jedenfalls in den ersten Stadien kein prinzipieller Unterschied vorhanden sein wird. Dazu kommt, dass ein Teil der Angaben von His auch mit dem hier Gesagten übereinstimmt.

Da die Frage nach der paarigen oder unpaaren Anlage der Epiglottis namentlich in neuerer Zeit öfter ventiliert worden ist, will ich kurz meine Ansicht dahin zusammenfassen, dass das Material für Zungengrund und Epiglottis selbstverständlich paarig sein muss, dass nach Vereinigung dieser paarigen Anlage durch Bildung einer unpaaren, frontal verlaufenden Falte die Epiglottis erst abgegrenzt wird.

Die nun folgenden Angaben über die weitere Kehlkopfentwickelung werden sich fast ganz auf menschliches Material beschränken, wenn auch allerdings zum Vergleich tierische Em-

bryonen von allen Stadien in ausgedehnter Weise hinzu gezogen wurden.

An das zuletzt beschriebene Stadium schliesst sich nun unmittelbar der jüngste gut erhaltene menschliche Embryo an, den wir in der hiesigen Sammlung besitzen. Er hat nach der Normentafel von His (16) ein Alter von 28—29 Tagen. Die Rekonstruktion des Kehlkopfes mit Umgebung ist vom Kopf her und etwas vom Rücken her gesehen in Fig. 16 abgebildet; die dorsale Rachenwand ist an der sichtbaren Schnittlinie entfernt.

Im Anschluss an das zuletzt besprochene Stadium beginnen wir mit der Schilderung der Arytänoidwülste, die als sehr mächtige Gebilde den Kehlkopfseingang seitlich begrenzen. Sie haben sich, wenn man ihr Verhalten zur letzten Kiementasche berücksichtigt, sehr beträchtlich kranialwärts vorgewölbt. Während sie früher, wie erwähnt, kranialwärts von der vierten Schlundtasche begrenzt waren, ragen sie jetzt bis zur Höhe der dritten Schlundtasche hin. Vorher waren sie ziemlich flache Wülste, jetzt sind sie so stark vorgebuchtet, dass die Spalte zwischen ihnen sich noch an ihren dorsalen Abhang hin erstreckt. Auf dem kopfwärts gewendeten, freien Rande der Wülste bemerkt man je zwei kleinere, durch eine seichte Furche getrennte Erhabenheiten, die in allen folgenden Stadien der Kehlkopfsentwickelung immer zu sehen sind, die bei dem Erwachsenen dem Tuberculum cuneiforme (Wrisbergi) und dem Tuberculum corniculatum (Santorini) entsprechen. Diese Namen mögen sie auch hier in dieser frühen Zeit beibehalten, wenn sie auch unverhältnismässig gross und den Gebilden beim Erwachsenen sehr wenig ähnlich sind.

Da wo die beiden Arywülste der ventralen Darmwand anliegen — wie wir im vorigen Stadium gesehen haben, dehnten sie sich dorthin aus — klafft der dorsal so enge Spalt zwischen ihnen nicht unbedeutend. Auf dem Querschnitt bildet der Spalt dort ungefähr ein gleichschenkeliges Dreieck, das mit der Basis zur

Zunge hin gelegen ist (vergl. Fig. 5). Je weiter wir die Querschnitte kaudalwärts verfolgen, desto kleiner wird das Dreieck, schliesslich verschwindet das Lumen ganz (vergl. Fig. 6). Daraus ist ersichtlich, dass sich kaudalwärts die Arywülste in immer grösser werdenden Flächen zusammenlegen. Dies wird ganz besonders deutlich an einem Medianschnitt durch die Rekonstruktion, wie er in Fig. 1 abgebildet ist. Es ist dabei zugleich mit Leichtigkeit die Ausdehnung der früher schon erwähnten Epithelverklebung zu übersehen. Auch hier wieder ist diese keine vollständige, sondern es ist ein vollkommen freier Zugang von dem Rachenraum zur Trachea [1]) vorhanden. Allerdings ist die freie Öffnung noch enger geworden und namentlich im dorsoventralen Durchmesser stark verkleinert, so dass ihr Querschnitt nur an sehr gut erhaltenen Präparaten zu erkennen ist. Aber die Kontrolle an einer ganzen Reihe tierischer Kehlköpfe in ähnlichem Stadium bestätigt die kontinuierliche Öffnung durchweg.

Bei dem vorher beschriebenen Objekt lag der Zugang zu dem kleinen offenbleibenden Kanal fast in einer Höhe mit der höchsten Erhebung der Arywülste, hier aber ist er auf den dorsalen Abhang der Wülste getreten, bestätigt also nochmals vollkommen das vorhin Gesagte, dass letztere kranialwärts in die Höhe gewachsen sein müssen.

Die Form des vorher erwähnten dreiseitigen Trichters, der am ventralen Ende zwischen die Arywülste hinabreicht, ist ebenfalls auf dem Medianschnitt in Fig. 1 sehr deutlich zu erkennen. Sein Hohlraum ist aber auch kein neugebildeter, sondern er kommunizierte im frühesten Zustande vollkommen frei mit der Trachealrinne, er ist nur durch das rasche Wachsen der epithelial mit einander verklebenden Arytänoidwülste gewissermassen abgeschnitten worden von seiner ursprünglichen Verbindung.

[1]) Diese hat sich in der Form gegen das vorher geschilderte Stadium nicht verändert, weswegen nichts weiter über sie zu sagen ist.

Durch dieses Wachstum ist auch der beim vorigen Stadium schon sichtbare Knick in der ventralen medianen, Begrenzungslinie des Kehlkopfes noch verstärkt und deutlicher geworden (cf. pag. 311). Nach dem konstruierten Medianschnitt (Fig. 1) wird es auch leicht sich die einzelnen Querschnitte in verschiedenen Höhen des Kehlkopfes vorzustellen. In Fig. 5 und 6 sind zwei solcher Querschnitte abgebildet; die Stelle, wo die Schnitte geführt sind, ist in Fig. 1 durch die Striche mit den entsprechenden Figurennummern bezeichnet. In beiden sieht man die Epithelverklebung und die freibleibenden Lumina deutlich. In Fig. 6 ist die epitheliale Schicht ausserordentlich dünn, die Kerne der Zellen liegen meist in der Richtung des Spaltraumes, was auffallend von der gewöhnlichen Stellung der Zellen in derartigen Epithelien abweicht, und vielleicht auf eine Druckwirkung der sich entgegenwachsenden Wülste zurückzuführen ist.

Wir haben uns nun noch mit dem ventralen Abschnitt der Begrenzung des Larynx zu beschäftigen. Zum Teil, d. h. soweit sie in dem Bereich der von den Arywülsten begrenzten Gegend liegt, haben wir sie schon kennen gelernt. Sie bildet dort eine frontal gestellte, ventralwärts in sagittaler wie in horizontaler[1]) Richtung leicht konkave Platte, die sich bis zu dem erwähnten Knick allmählich verjüngt, um dort dann leicht abgerundet ganz aufzuhören. Kranialwärts setzt sich diese Platte als sanfte Hervorwölbung am Zungengrunde fort und endet durch eine niedere Falte abgegrenzt. Aus der Figur und aus der Beschreibung wird nun wohl deutlich geworden sein, dass wir es hier mit der Epiglottis zu thun haben, und der untere Abschnitt — kaudalwärts von dem Ansatze der Arywülste — ist

[1]) Die Einbuchtung in horizontaler Richtung rührt wohl davon her, dass sich die Wand dort in die von den beiden Anywülsten gebildete Rinne hineinlegt (cf. Fig. 5). Wir werden auch später noch eine gewisse Abhängigkeit der Wand von den beiden Wülsten wiederfinden.

der Epiglottiswulst, der in dem so sehr früh schon deutlich erkennbaren Knick endet. Diese Stelle ist also als kaudales Ende der Epiglottis schon zu einer Zeit zu erkennen, wo von der Epiglottis selbst noch nichts mit Sicherheit weiter abzugrenzen ist.

Doch wir haben der Beschreibung des Kehldeckels noch weiteres zuzufügen. Die Grenze gegen den Zungengrund wird durch eine deutlich sichtbare quere Falte gegeben, die in der Medianlinie etwas flacher ist, als in den lateralen Partieen, und wir erkennen unschwer daselbst die Plica glossoepiglottica mediana. Der Zungengrund selber lässt an einer schwachen medianen Furche noch eine paarige Anlage erkennen; etwas weiter nach vorn erscheint dann die Stelle des Foramen coecum mit der von His her bekannten V förmigen Figur. Die Plica glossoepiglottica mediana entspringt also von der Spitze der Epiglottis, dort endet der vom Epiglottiswulst aufsteigende mittlere Teil, der durch ganz schwach ausgebildete rundliche Falten mit den Arytänoidwülsten in Verbindung steht. Diese sind als Anlagen der Plicae aryepiglotticae zu bezeichnen. Wie die Fig. 16 lehrt, hängen nun noch an den beiden Seiten dem mittleren Teile flügelförmige Fortsätze an, von ihm durch je eine nach der Spitze des Kehldeckels hin konvergierende seichte Furche geschieden. Von dem Zungengrunde sind sie durch tiefere, steil abfallende Einschnitte abgegrenzt, die sich nach dem Kehlkopfeingange zu allmählich verlieren. So haben wir an der Epiglottis einen mittleren, etwas vorgewölbten Teil, der mit den Arywülsten in Verbindung steht, und von seinen Seiten ausgehend zwei grosse Falten, die teilweise noch den Aditus laryngis umfassen.

Diese primitive Epiglottis ist also wesentlich anders geformt als die des Erwachsenen; um jene zu erklären, müssen wir notwendigerweise uns in der Tierreihe nach Analogien umsehen.

Wir wissen nun nach den sorgfältigen Untersuchungen von Göppert (12), der die von Gegenbaur (11) angestellten Be-

obachtungen systematisch für die wichtigsten Säugetierformen fortgeführt hat, über die primitive Form der Epiglottis folgendes. Man hat einen median gelegenen skeletthaltigen Teil, der in die aryepiglottischen Falten ausläuft, zu unterscheiden, und einen skelettlosen, der bei einer grossen Reihe von Tieren in sehr wechselnder Ausdehnung, als zwei seitliche Fortsätze des medianen den Kehlkopfeingang umfasst. Göppert nennt diese seitlichen Fortsätze des Kehldeckels: Plicae epiglotticae laterales. Beim Menschen konnte er diese Falten nicht nachweisen, ich glaube aber, dass sie in diesem Stadium gar nicht zu verkennen sind, wenn auch der Knorpel als Skelett des medianen Abschnittes natürlich noch nicht zu finden ist. Die Abgrenzung der lateralen Flügel von dem medianen Teile ist durch die beschriebenen Furchen ohne dies doch recht deutlich. Wir werden aber in der Reihe der älteren Stadien ganz sicher sehen, wie in der That der Knorpel den von Göppert angegebenen Zustand aufweist und nur in dem medianen Teil vorhanden ist. Diese seitlichen Kehldeckelfalten entspringen als gar nicht unbeträchtliche Gebilde am ganzen Seitenrande und von der Spitze der Epiglottis, was sich später natürlich etwas ändern wird, wenn sie beträchtlich über das Niveau des Zungengrundes hervorgewachsen ist.

Die mitunter geäusserte Meinung, man dürfe nur das Epiglottis nennen, was frei über den Zungengrund herüberragt, scheint mir durchaus nicht berechtigt. Es wäre doch engherzig das hier so deutliche Gebilde deswegen nicht als Kehldeckel gelten zu lassen, weil es so gut wie nicht über den Zungengrund hervorragt. Wir haben doch nicht zum wenigsten durch die Arbeiten von Gegenbaur und Göppert gelernt, dass zur Epiglottis viel mehr gehört, als der freie Teil.

Bei einem ähnlichen menschlichen Embryo hat His (16) den Kehlkopfeingang genauer beschrieben und abgebildet, von diesen Einzelheiten aber nichts erwähnt. Die Epiglottisanlage

mit den aryepiglottischen Falten zusammen bezeichnet er als Furcula, die Arytänoidwülste als Crista terminalis. Die Einführung derartiger neuer Namen halte ich nicht für sehr zweckmässig, wenn man Bezeichnungen wählen kann, die auch für die definitiven Zustände passen.

Auch sonst finden sich in der Litteratur keine Angaben, die Ähnliches über den Kehlkopfeingang berichten. Born (4) hat zwar diese Stelle an seinen Rekonstruktionen auch berücksichtigt, sie ist aber nicht genauer zu erkennen, da er sie nur nebensächlich hinzugefügt hat; ausserdem betreffen seine Angaben Schweineembryonen.

Weitere Fortschritte in der Kehlkopfentwickelung zeigen Embryonen vom 39.—42. Tage. Zwei leidlich gut erhaltene Exemplare lieferten das Material zu zwei weiteren Rekonstruktionen, von denen die des älteren Stadiums in Fig. 17 vorliegt. Diese Abbildung zeigt die Rekonstruktion vom Kopfe her gesehen, so dass man also direkt von oben her hinauf blickt. Fig. 2 stellt wieder den konstruierten Medianschnitt durch das Modell dar, der zur bequemeren Vergleichung auf dieselbe Grösse gebracht wurde, wie der von dem vorhergehenden Stadium. Schwierig war es ein Normalmass zu diesem Zwecke zu bekommen. Nach einer Reihe von Versuchen hat sich herausgestellt, dass die Entfernung des kaudalen Endes des Epiglottiswulstes von der dorsalen Wand des Larynx recht gut zu dem Zwecke zu verwenden ist. Es zeigt sich, dass diese Strecke offenbar am gleichmässigsten wächst und so ist sie an den Medianschnitten, von denen einige in Fig. 1—4 dargestellt sind, unter Berücksichtigung kleinerer Unregelmässigkeiten überall gleich gross.

Betrachten wir zunächst den Kehlkopfeingang, so werden einige nicht unwesentliche Verschiedenheiten von dem vorigen Stadium auffallen. Die Arywülste liegen jetzt — die Richtung ihrer Längsachse ist an dem wohl ausgebildeten Tuberculum

corniculatum und cuneiforme zu erkennen — nicht mehr in einem ventral offenen spitzen Winkel zu einander, sondern in frontaler Ebene und zugleich ziemlich dicht der stärker hervorspringenden Epiglottis an. Dadurch wird der Eingang des Kehlkopfes zu einem T förmigen Spalt umgewandelt. Der vertikale Schenkel des T ist die mediane Stelle, wo die beiden Arywülste zusammen stossen. Die Furche, die dort entstanden ist, hat sich auch ihrer Lage nach dahin geändert, dass sie sich jetzt mehr der horizontalen Richtung nähert, während sie bei dem vorigen Stadium mehr zur vertikalen Richtung hinneigte. Sehr deutlich ist dies auf dem Medianschnitt in Fig. 2 zu sehen. Wenn man diesen mit Fig. 1 vergleicht, wird man die geschilderten Thatsachen recht gut verstehen können. Das Vordrängen der Arywülste gegen die Epiglottis hin ist auch auf dem Querschnitt durch die Kehlkopfsgegend in Fig. 7 zu bemerken, zugleich sieht man, dass sich auch jetzt wieder der Epiglottiswulst den Konfigurationen der Arytänoidwülste angepasst hat, wie das schon im vorigen Stadium der Fall war. Er ist in der horizontalen Ebene nach dem Dorsum zu konkav und zeigt auch eine leichte rinnenförmige Einbiegung dort, wo die beiden Arywülste zusammentreffen. So stellt sich die Form des Kehlkopfquerschnittes her, die Kölliker (18) beschrieben hat: „es bietet das Ganze die Form eines Ankers ohne Haken dar. Vielleicht, dass diese Ausbuchtungen mit den späteren Kehlkopftaschen zusammenhängen, doch ist ihre Form offenbar eine ganz eigene.“ Dass diese Deutung nicht richtig sein kann, lehrt ein Blick auf das Modell. Die Kehlkopftaschen sind noch gar nicht angelegt. Die beiden Schenkel des Ankers sind die aneinander liegenden Arywülste einerseits und der Epiglottiswulst andererseits.

Im Anschluss an die Formbildung der Arywülste ist auch zugleich die oben erwähnte Epithelverklebung zu schildern, deren Ausdehnung an dem Medianschnitt in Fig. 2 leicht zu übersehen ist.

Die erwähnte Kommunikation zwischen Rachen und Trachea besteht fort. Ein vollständiger Epithelverschluss ist nicht eingetreten. Die Öffnung ist allerdings noch enger geworden, aber doch bei sorgfältiger Untersuchung nachzuweisen. Die Arytänoidwülste liegen auch hier noch mit denselben Stellen aneinander, wie im vorherigen Stadium, nur ist die verklebte Partie näher an die Epiglottis herangebracht worden, durch die erwähnte Einstellung der Achsen der Arywülste in die frontale Richtung. Es ist zudem die höchste Entwickelung der Epithelialverklebung schon überschritten, denn man sieht in Fig. 2, 7 und 8, dass einzelne Stellen schon Lücken zeigen, die in Fig. 1 noch verklebt waren. Namentlich ist dies an der Trachea bemerkbar, deren Lumen gegen das untere Ende des Epiglottiswulstes vorgerückt ist. Auch in der Umgebung der bleibenden Kommunikationsöffnung und an der Epiglottis sind hin und wieder einzelne Lücken erkennbar. Auf dem Querschnitt durch die Verklebung sieht man, dass die verwachsenen Epithelien schon mehrere Schichten bilden, was wohl sicher auch als Vorbereitung zur völligen Lösung angesehen werden kann, denn es muss ja jede der gelösten Schleimhautflächen später ihren vollständigen epithelialen Überzug haben, was nicht denkbar wäre, wenn die epitheliale Zwischenschicht so dünn wäre, wie in Fig. 6. Die Kerne liegen auch nicht mehr, wie dort, in der Längsrichtung des Spaltraumes, sondern so wie in anderen nicht verklebten freien Epithelien.

Die Epiglottis hat ebenfalls interessante Änderungen durchgemacht, die sich aber völlig ableiten lassen von den vorhin beobachteten Formationen.

Zunächst ist sie über den Zungengrund hinüber gewachsen, wie Fig. 17 und namentlich Fig. 2 zeigen. Zugleich hat sie aber auch ihre Stellung nicht unwesentlich geändert: sie hat sich dorsalwärts geneigt, und so wird jener am vorigen Modell beschriebene Raum zwischen Epiglottis und Arywülsten, der einer

dreiseitigen Pyramide glich, nicht nur durch das Anlegen jener Wülste, sondern auch durch die Neigung des Kehldeckels zu einem frontal gestellten Spalt umgewandelt. Während in Fig. 1 die Epiglottis im Medianschnitt eine ventral konkave Linie darstellt, ist diese jetzt ventral konvex geworden: ein Zeichen dafür, dass sie sich auch in dieser Ebene der Form der Arywülste anpasst, was wir schon an dem Querschnitt in Fig. 7 feststellen konnten. Die dort ebenfalls erwähnte mediane Rinne ist in der ganzen Ausdehnung des Epiglottiswulstes zu erkennen. Das kaudale Ende dieses Wulstes, das sich an dem oft erwähnten Knick befindet, ist dort noch ziemlich breit, zeigt allerdings gegen den kranialen Abschnitt eine gewisse Verjüngung, ist aber noch weit entfernt von der unten spitz zulaufenden Form des Erwachsenen.

Der freie Teil der Epiglottis lässt die vorher beschriebenen Abschnitte deutlich sehen. Der skeletthaltige mediane Abschnitt geht zu beiden Seiten des queren Schenkels des T förmigen Aditus laryngis in die aryepiglottischen Falten über. Ventral von ihm liegt der skelettlose Teil, der durch eine seichte Furche gegen ihn abgegrenzt ist. Er zeigt noch immer deutlich die Form der Plicae epiglotticae laterales, die einen Teil des Kehlkopfeinganges umfassen. An den beiden Embryonen im Alter von 39—42 Tagen sind diese Falten mit aller Sicherheit nachzuweisen.

Die skelettlosen Flügel und der skeletthaltige Teil stossen in der Mittellinie zusammen; die sie bis dahin von einander abgrenzenden seichten Rinnen verlieren sich dort, aber trotzdem kann man auch da beide Teile noch trennen, denn der skelletlose Teil zeigt auf dem Medianschnitt eine ziemlich geradlinig verlaufende Begrenzung, während der skeletthaltige nach dem Aditus laryngis zu in einer dorsalkonvexen Linie abfällt.

Aus diesen Thatsachen erklärt sich, dass der Querschnitt der Epiglottis dieser und auch viel älterer Stadien immer eine

äusserst charakteristische vierseitige Form zeigt (vergl. Fig. 11), zugleich auch entgegen dem Verhalten beim ausgebildeten Organ in rein frontaler Richtung ausgedehnt ist.

Wenn wir noch kurz einen Blick auf die benachbarten Teile werfen, die auch in Fig. 17 mit abgebildet sind, so finden wir unmittelbar neben dem skelettlosen Teil der Epiglottis eine starke Hervorwölbung der Rachenschleimhaut, die durch eine kurze Falte gebildet wird, die an der Grenze zwischen Zungengrund und seitlicher Rückenwand entspringt, und als knopfartiges, rundliches Gebilde dicht an der Epiglottis endet. Von dieser Falte war in dem vorigen Stadium noch nichts zu sehen, sie muss also in der Zwischenzeit entstanden sein. Nicht weit von dieser Falte verläuft im Bindegewebe der Nervus glossopharyngeus. Ob er diese Falte bedingt, ist mir aber zweifelhaft.

Es ist aber nicht möglich irgend einen sicheren Grund zu finden, warum die Falte entstanden ist. Jedenfalls sind bei älteren Embryonen in ihr Fasern des Musculus stylopharyngeus zu finden. Wir haben später auf diese Falte noch zurückzukommen.

Für das weitere Studium der Formverhältnisse des Larynx wurden nun noch Embryonen aus der 8., 10., 11., 13., 14., 16., 17., 20., 24., 29., 30., 35. Woche und einige Neugeborene und Erwachsenen untersucht. Meist wurden ebenfalls Serien von den Embryonen oder dem fötalen Organe angefertigt. Auch einige Rekonstruktionen wurden noch benutzt; bei den älteren Stadien liess die Präparation unter der Lupe die Rekonstruktion überflüssig werden. Es würde aber ausserordentlich ermüdend und wenig gewinnbringend sein, wenn die Beschreibung der einzelnen Stadien in der bisherigen Weise fortgesetzt werden sollte. Eine mehr zusammenfassende Beschreibung wird sicher klarer und übersichtlicher sein, nachdem wir genau durch die eingehende Beschreibung der jüngsten Stadien über die Teile, auf die das Augenmerk weiterhin zu richten ist, orientiert sind und so eine

genügende Grundlage für den weiteren Aufbau der Entwickelung gewonnen haben.

Das zunächst wichtigste Ereignis, das das Bild des embryonalen Kehlkopfes wesentlich beeinflusst, ist die im letzten Stadium schon angebahnte Eröffnung des Aditus laryngis. Die Stelle, die bisher unverschlossen geblieben war, bleibt es natürlich auch in den späteren Stadien, wie wohl kaum noch hervorgehoben zu werden braucht. Wir sahen dann, dass die Eröffnung zuerst nach dem unteren Ende des Epiglottiswulstes hin von der Trachea aus sich erstreckt, um da allmählich eine Verbindung mit dem dort vorhandenen Hohlraume zwischen Epiglottis und Arytänoidwülsten herzustellen. Zugleich vergrössern sich die Lücken in der Umgebung des besprochenen, sich überhaupt nie schliessenden Lumen, und so ist zunächst noch eine Stelle in der Mitte des Kehlkopfes übrig, wo die Verklebung am längsten bestehen bleibt, die kaudalwärts von einer ebendahin konvexen Linie begrenzt wird, die in Fig. 3 durch die punktierte Linie angedeutet ist. Ventral und dorsal besteht dann die freie Kommunikation mit dem Rachen. Die am längsten verklebt bleibende Stelle ist zugleich die, wo das Aneinanderlegen der Arywülste zuerst stattgefunden hatte. Die Lösung der Epithelverklebung, die dann das ganze Lumen freigiebt, erfolgt in der 10.—11. Woche, um dieselbe Zeit ungefähr, wo die Stimmbänder erscheinen. Diese eben geschilderte gebogene Linie ist aber auch dann zu erkennen und sie bezeichnet auch nach erster Anlage der Stimmbänder immer noch die engste Stelle des embryonalen Kehlkopfes, auch wenn keine Epithelverklebung mehr vorhanden ist. Mit dem allmählichen Wachstum der Stimmbänder, d. h. mit der Ausbildung des freien Teiles der wahren Stimmbänder, wird nun der Raum zwischen ihnen der engste, und diese gebogene Linie verliert ihre Bedeutung. Sie ist aber noch am erwachsenen Kehlkopf, wie Reinke (30) gezeigt hat, sehr oft gut zu bemerken; er nennt sie Linea arcuata inferior, und weist nach,

dass das wahre Stimmband bis zu jener Linie eine besondere Struktur hat, die offenbar durch die spezielle Funktion der Stimmlippe bedingt ist. Reinke hat auch gezeigt, dass am embryonalen Larynx der freie Teil des Stimmbandes, also die eigentliche Stimmlippe noch nicht ausgebildet ist. Er ist aber auf die entwickelungsgeschichtlichen Verhältnisse nicht näher eingegangen und hat auch die oben gegebene Erklärung nicht beigebracht; ich glaube aber, dass diese Deutung den Grund des eigentümlichen Verlaufes jener Linie vollständig klarstellt.

Bei Tieren, die keinen Ventriculus laryngis, also auch kein wahres Stimmband im Sinne des Menschen haben (z. B. Schaf, Rind) erhält sich die Epithelverklebung viel länger; auch sie wird durch eine wohl ausgebildete „Linea arcuata" trachealwärts begrenzt, und auch hier wird die Kommunikation der Trachea mit dem Rachen dorsal und ventral von der verklebten Stelle zuerst hergestellt. So weit ich beobachten konnte, bleibt im Bereiche dieser Linea arcuata bei diesen Tieren zeitlebens die engste Stelle des Larynx, und die dort entstandenen Wülste funktionieren als Stimmbänder; es sind dies also wesentlich andere Gebilde als die gleichbenannten Teile beim Menschen.

Wir haben bisher eine ganz kleine Stelle, die auch recht lange noch im Entwickelungsgange des Kehlkopfes verklebt ist, noch nicht näher erwähnt, obwohl sie an den Medianschnitten vermerkt ist. Dorsal von der Einmündung der dauernd bleibenden Kommunikationsöffnung in den Rachenraum ist die durchschnittene Epithelschicht bis zum Beginn der ventralen Wand in den Figg. 1 und 2 nicht unbeträchtlich verdickt, eine Folge der dort bestehenden Epithelverklebung. Es ist dies die Stelle des späteren Incisura interarytänoidea, die auffallend lange die Verklebung bewahrt; noch in der 16. Woche besteht sie, wie Fig. 3 beweist. Die Bildung besagter Incisur und damit die Lösung der Verklebung tritt erst ungefähr gegen die 20. Woche ein. Das Vorhandensein dieser Verklebung und die Einmündung der

bleibenden Durchgangsöffnung oberhalb von ihr ist jedenfalls für das Zustandekommen der Incisur überhaupt von Bedeutung, denn, wenn die Mündung der besagten Öffnung unmittelbar an der kaudalen Ursprungsstelle der Arywülste wäre, dann müsste die am ausgebildeten Larynx bemerkbare Incisur durch Schwinden von Schleimhaut zu stande kommen, was schwer zu denken ist. Nach den Abbildungen von Gegenbaur (11) von Kehlköpfen von Monotremen und Marsupialiern scheint die wohlausgebildete Incisur, die ein Klaffen der Arytänoidfalten beim Menschen z. B. bewirkt, noch nicht vorhanden zu sein.

Die im vorhergehenden genauer erörterte Lösung der Epithelverklebung lässt allerdings eine Eröffnung des Kehlkopfslumen zu stande kommen, diese aber wird nicht nur durch jene Lösung erwirkt, sondern es bildet sich der bisher spaltförmige Aditus laryngis von T-Gestalt zu dem im Gegensatz dazu doch sehr weit klaffenden Eingang des erwachsenen Organs um.

Dazu sind vor allen Dingen zwei Umstände nötig: erstens müssen die so ausserordentlich dicken Arywülste, die ja die ganze Breite der Epiglottis einnehmen, sich allmählich verkleinern[1]), um zu der Form am ausgebildeten Kehlkopf zu gelangen, und zweitens müssen sie sich von der Epiglottis der sie ganz dicht anliegen, entfernen, um an ihre definitive Stelle zu kommen.

Die Verkleinerung der Arywülste geht in der 9.—10. Woche vor sich, aber es scheint doch noch lange zu dauern, bis sie einen Zustand erreichen, der ungefähr dem beim ausgebildeten Larynx entspricht. Jedenfalls sind sie bei einem Embryo von 16 Wochen, dessen Kehlkopf auch rekonstruiert wurde, noch etwas verdickt. In den nächsten Wochen stellt sich aber das

[1]) Wenn hier von Verkleinern gesprochen wird, so ist das natürlich nur dann richtig zu verstehen, wenn wir das Organ auf die Grösse des Erwachsenen gebracht haben, wie dies ja auch in den Figuren 1—3 geschehen ist.

normale Verhältnis her und sie sind denen des ausgebildeten Kehlkopfes durchaus ähnlich (vergl. auch Fig. 18). Um den Grössenunterschied auszugleichen, bleiben diese anfangs so sehr grossen Falten wahrscheinlich im Wachstum zurück, vielleicht wurden sie aber auch durch das Emporwachsen der Epiglottis und den nun zu beschreibenden Vorgang ihrer Stellungsänderung etwas in die Länge gezogen und verlieren so an Breite.

Es müssen sich nämlich zweitens, wie oben gesagt, die Arywülste auch von der Epiglottis entfernen, um den Aditus laryngis zu eröffnen. Bei dem Embryo von 42 Tagen standen die Längsachsen der Arywülste noch in der Frontalebene des Körpers. Sie müssen aus dieser Ebene in eine solche Richtung kommen, dass ihre Längsachsen dorsalwärts konvergieren und zugleich dorsalwärts sich neigen, denn es muss ja das Tuberculum corniculatum tiefer stehen als das Tuberculum cuneiforme.

Diese beiden letztgenannten Ereignisse gehen wohl mit einander Hand in Hand. Es wird mit Emporwachsen der Epiglottis und dem Auseinanderweichen der Arywülste, an dem ventralen Teil der Wülste, wo sie mit der Epiglottis in Verbindung stehen (primitive Plicae aryepiglotticae) ein Zug ausgeübt, der zur Ausbildung der scharfrandigen Form der ebengenannten Falten und zu der erwähnten Änderung der Stellung der beiden Tubercula führt. Die Arywülste weichen dabei kaudal zuerst auseinander und öffnen dann erst vollständig den Aditus laryngis, der dadurch die bald so charakteristische Form erhält. Auf dem Medianschnitt in Fig. 3 ist das Lumen des Kehlkopfes vollkommen zu übersehen. Er stammt von der Rekonstruktion des 16 Wochen alten Embryo, und bei einem Vergleiche mit einem auf dieselbe Grösse gebrachten erwachsenen Kehlkopf (Fig. 4) ist zu erkennen, dass im oberen Abschnitt die Raumverhältnisse annähernd dieselben sind. Auffallend ist nur der geringe Durchmesser der Trachea, der auch den ganzen unteren Teil des Kehlkopfes etwas verengt. Die Luftröhre bleibt

Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 16.

For. coec.

s. Rw.

Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 19.

Fig. 20.

C. m.

C. ma

Thyr

Fig. 21.

C. m

C. ma

Thyr

Fig. 22

Fig. 23

Fig. 24

pr. musc.

Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Kallius del.

aber, wie bekannt, auch weiterhin noch, sogar in den ersten Lebensjahren so eng [vergl. Merkel (22), pag. 95); sie folgt recht langsam dem im Wachstum bedeutend vorgeschrittenen Larynx.

Recht interessant ist an den Querschnitten durch die unteren Kehlkopfgegenden, wo wir uns also im Gebiet des Conus elasticus befinden, zu sehen, wie die allmähliche Grössenzunahme des Ringknorpels [1]), der den Conus teilweise oder ganz umgiebt, durchaus nicht Schritt hält mit dem Wachstum jenes Hohlgebildes.

In Fig. 2 (42 Tage alter Embryo) liegt der Ringknorpel mit seiner ventralen und dorsalen Schnittfläche (ebenso ist es natürlich in der ganzen Peripherie) dicht dem Kehlkopfslumen an; bis dahin sind sie also ziemlich gleichmässig gewachsen. Dann aber scheint der Knorpel stetig fortzuwachsen, und es bleibt zwischen ihm und dem Lumen ein beträchtlicher Raum (cf. Fig. 3), der, wie der Querschnitt lehrt (vergl. Fig. 10), von einem lockeren embryonalen Gewebe ausgefüllt ist. Auf dessen Kosten wächst dann das Lumen so weit heran, dass sich die Schleimhaut ganz dicht an den Ringknorpel anlegt, wie es beim ausgebildeten Larynx ist.

Besondere Aufmerksamkeit haben wir nun noch der definitiven Ausbildung der Epiglottis zuzuwenden, denn sie wich in der zuletzt geschilderten Form noch recht erheblich von der ausgebildeten ab.

Wir hatten von Anfang an zwei Hauptteile an dem Kehldeckel unterschieden, den skelettlosen und den skeletthaltigen, und sahen, dass ersterer in die Plicae epiglotticae laterales übergeht, die noch den Aditus laryngis teilweise umfassen.

---

[1]) Obgleich die Knorpel noch im Zusammenhang besprochen werden darf dies Verhalten hier wohl erwähnt werden, weil es mehr für die Form der Larynx als für die seiner Knorpel von Bedeutung ist.

Gegen die neunte bis zehnte Woche kann man diese Falten aber so weit nicht mehr hinunter verfolgen, sondern sie sind nur im Gebiet des freien Teiles des Kehldeckels noch zu sehen, da aber mit aller Deutlichkeit.

Ihre Rückbildung im kaudalen Teil hängt wohl zusammen mit der beim Menschen so starken Ausbildung der aryepiglottischen Falten, denn Göppert (12) hat vergleichend anatomisch nachgewiesen, dass diese beiden Falten im Abhängigkeitsverhältnise stehen.

In der zuletzt genannten Ausdehnung bleiben die skelettlosen Teile der Epiglottis bis gegen das Ende der Schwangerschaft bestehen. Sie sind in Fig. 18 bei einem dreissigwöchigen Embryo zu finden und ich habe sie in keinem einzigen Falle vermisst. Sie wachsen zunächst im gleichen Masse wie der dorsale skeletthaltige Teil des Organes, und entspringen von der Spitze seines freien Teiles, also zusammen mit den Aryepiglottischen Falten. Wie Fig. 3 beweist, hat sich der skeletthaltige Teil gegen Fig. 2 mehr gestreckt, und es ist bei Betrachtung des Modells gut zu sehen, dass er sich dorsalwärts mehr zurückgekrümmt hat, dass sein Querschnitt dorthin konkaver geworden ist. Er geht dann dorsalwärts abfallend in die scharfkantige aryepiglottischen Falten über und zeigt so seine Bestimmung, den Aditus laryngis zu umgrenzen, sehr deutlich.

Das Emporwachsen des freien Teils der Epiglottis geht ganz gleichmässig vor sich, wie die verschiedenen Medianschnitte erkennen lassen.

Es fragt sich nun, wie verhalten sich die beiden oft genannten Teile des Kehldeckels weiterhin und lassen sie sich etwa auch beim ausgebildeten Organ erkennen?

Das Schicksal des skeletthaltigen Teiles kann keine grossen Schwierigkeiten machen, das ist allbekannt, aber was wird aus dem skelettlosen?

Betrachten wir noch einmal genauer die Fig. 18; dort sehen wir zu beiden Seiten von dem skelettlosen Teil der Epiglottis, von der seitlichen Rachenwand eine Falte hinabsteigen, die von der Tonsillargegend entspringt, mit dem skelettlosen Teil einen spitzen Winkel bildet und dort endet.

Bei der Beschreibung der Rekonstruktionen der Embryonen von 39—42 Tagen wurde schon eine ganz ähnliche Falte erwähnt[1]), die von der Gegend der zweiten Schlundtasche entsprang und an der Epiglottis abgerundet endete.

Soweit es zu verfolgen war, glaube ich sagen zu dürfen, dass die in den Figuren 17 und 18 dargestellten seitlichen Pharynxfalten dieselben sind.

Wenn man nun bedenkt, dass es nach den Untersuchungen von Symington (35) feststeht, dass der Kehlkopf gegen Ende der Fötalperiode herabsteigt, im Vergleich mit den zur Zunge und Rachen gehörigen Teilen[2]), so muss daraus notwendigerweise folgen, dass der ursprünglich spitze Winkel, der zwischen der seitlichen Pharynxfalte und dem Seitenteil der Epiglottis besteht, allmählich stumpf wird, und sich vielleicht sogar dem gestreckten nähert. Ja, man kann sich wohl vorstellen, dass der Scheitel des Winkels verschwindet, und dann von der Gegend Tonsille zu der Spitze der Epiglottis eine kranialwärts-koncave Falte zieht, die sich dann also aus zwei Falten zusammengesetzt hat.

Dass später die Zusammensetzung der Falte aus zwei Teilen nicht mehr deutlich zu sehen ist, kann wohl damit zusammenhängen, dass der in die ganze Falte ausstrahlende Teil des Musculus stylopharyngeus durch seinen Zug einen etwa vorhandenen Knick ausgleicht.

---

[1]) cf. pag. 324.

[2]) Aus den von Merkel (23) abgebildeten Medianschnitten ist diese eben erwähnte Thatsache auch recht gut zu sehen.

Diese Falte ist nun schon längst bekannt als Plica pharyngo-epiglottica. Nach eigenen Beobachtungen ist die Falte beim Erwachsenen nicht immer gleich gut ausgebildet, meist ist sie aber deutlich zu sehen und dann liegt ihr Pharynxursprung am unteren Rande der Tonsille, also zwischen dem Arcus palato-glossus und dem Arcus palatopharyngeus. Sie verläuft dann zur Epiglottis und sie ist bei den Kehldeckeln, die wirklich eine Spitze haben, die gewöhnlich stark gebogen sind, bis zur Spitze zu verfolgen. Bei den oben breiten und abgestumpften Formen des Kehldeckels geht sie an den lateralen Teil des stumpfen Endes. Mit der starken Ausbildung und dem Emporwachsen des skeletthaltigen Teiles wird der skelettlose notwendig an die ventrale Seite gedrängt und erscheint dann recht gering gegenüber dem so grossen knorpelhaltigen Teil. Wenn aber aus irgend einem Grunde der knorplige Teil sich nicht besonders entwickelt, so haben wir Fälle, wie sie als angeborener Defekt der Epiglottis beschrieben sind.

Ein derartiger Fall ist in Fig. 19 abgebildet. Wie man erkennen wird, ist die Epiglottis mit ihren beiden Teilen wohl ausgebildet, es tritt aber der skeletthaltige Teil dem skelettlosen gegenüber sehr wenig hervor und letzterer zieht — namentlich auf der linken Seite ist es sehr deutlich — als stark ausgeprägte scharfrandige Falte im Bogen nach der seitlichen Pharynxwand, hat sich dort also wohl unzweifelhaft mit der ursprünglich getrennten Pharynxfalte vollkommen vereinigt. Der Kehlkopf stammt vom Neugeborenen; es ist wohl möglich, dass sich hier durch späteres Weiterwachsen des skeletthaltigen Teiles noch normale Zustände entwickelt hätten. Doch auch beim Erwachsenen hat Eberth (8) einen derartigen „Defekt" der Epiglottis als zufälligen Sektionsbefund beschrieben. Luschka (21) hat das Präparat in seinem grossen Werke abgebildet und im Text mit folgenden Worten geschildert: „Die Stelle, welche der Pars suprahyoidea des Kehldeckels entspricht, ist im vorliegenden

Falle durch eine abgerundete nach oben leicht konkave, von glatter Schleimhaut ziemlich lose überzogene Leiste ausgedrückt, deren Grundlage aus dem Zusammenflusse der beiderseitigen Plica pharyngoepiglottica hervorgegangen ist. Von oben her schliesst sich an jene Leiste ein kurzes, breit auslaufendes Ligamentum glosso-epiglotticum medium an, wodurch es zur Ausprägung der beiden Valleculae kommt. Mit der konvexen Seite jener bogenförmigen Leiste stossen die Plicae aryepiglotticae so zusammen, dass ihr äusseres Blatt mit in frontaler Richtung auffallend breitem Ende sich in die Schleimhaut der Plica pharyngo-epiglottica fortsetzt, während das innere Blatt hier eine ungewöhnlich tiefe Nische erzeugt."

Man sieht die Übereinstimmung mit dem Zustande in Fig. 19 ist eine sehr auffallende und die Erklärung, dass wir es in dem Eberth-Luschkaschen Fall mit dem Bestehenbleiben, eines embryonalen Stadiums zu thun haben, trifft zweifellos das richtige. Wir haben also eine Hemmungsmissbildung vor uns. Jene beiden Forscher haben keine Erklärung abgeben können; Luschka bemerkt nur, dass „diese Erscheinung an den gesetzmässigen Typus bei den Vögeln und Amphibien erinnert."

Der Schluckakt wird durch diese mangelhafte Entwickelung in keiner Weise gestört.

Es wäre gewiss von Interesse, vergleichend anatomisch zu untersuchen, welcher Bildung die „seitliche Pharynxfalte" in der Tierreihe entspricht, ob sie vielleicht mit der Plica palato-pharyngea phylogenetisch in Zusammenhang steht, da ja Göppert (12) innige Beziehungen zwischen der Plica epiglottica lateralis und der Plica pharyngopalatina öfters nachgewiesen hat.

Das Wachstum des knorpelhaltigen Teiles der Epiglottis ist, so weit erwähnenswert, schon besprochen worden; es bietet sich bei der zusammenhängenden Darstellung der Entstehung

und Ausbildung der Knorpel noch einmal Gelegenheit darauf kurz zurückzugreifen.

Es ist noch notwendig, bei der Form des Epiglottiswulstes einen Augenblick zu verweilen. Wie alles im Bereich der Arytänoidwülste zuerst kolossal gestaltet ist, so zeigt sich, wie früher erwähnt, auch dieses Gebilde in stattlicher Ausdehnung in frontaler Richtung. Nur unmerklich nimmt er vom Aditus laryngis kaudalwärts an Breite ab und endet noch bei einem Embryo von 7—8 Wochen in breiter, stumpfer Abrundung an dem mehrfach erwähnten Knick in der ventralen Larynxseite, dem späteren Thyreoidwinkel. Von der Zeit an ist deutlich eine Verjüngung des Wulstes kaudalwärts zu konstatieren, die wohl mit dem Längenwachstum des Kehldeckels in Einklang zu bringen ist. Bei einem Embryo von 16 Wochen, dessen Kehlkopf rekonstruiert vorliegt, hat der Wulst die für das ausgebildete Organ so sehr charakterische Form eines gleichschenkeligen Dreiecks angenommen mit der recht scharfen kaudalwärts gerichteten Spitze; auch der Querschnitt des Kehlkopflumens zeigt ein gleichschenkeliges Dreieck, dessen Basis der Epiglottiswulst bildet, ganz ähnlich, wie beim Erwachsenen (vergl. Fig. 9).

An der definitiven Form des Larynx fehlt dann nur noch die Ausbildung des Ventriculus laryngis, die die Entstehung der Stimmbänder zugleich bedingt.

Die Ausstülpung des Ventrikels geht, wie ich es den Angaben der Litteratur entsprechend bestätigt fand, in der Mitte des vierten Monats vor sich. Man findet die Höhlung des Ventrikels meistens frei, grössere Epithelverklebungen scheinen nicht vorzukommen. Putelli (26) hat bei Hunden jedoch Verklebungen beobachtet und genauer beschrieben. Die Ausstülpung findet im ventralen Abschnitt des Kehlkopflumens statt (cf. Fig. 3), so dass man also gleich von vornherein an der Glottis die Pars intermembranacea und die Pars intercartilaginea unterscheiden kann. Letztere erscheint beim Beginn des fünften Monats noch

etwas ausgedehnter zu sein als beim Erwachsenen, so dass also in der Gegend des Appendix ventriculi die allererste Ausstülpung erfolgen wird. Diese befindet sich sogleich an der Stelle des definitiven Einganges zu dem Ventrikel; an dem kaudalen Ende des Epiglottiswulstes, in der Gegend des Thyreoidwinkels. Die erste Strecke des Ventrikels verläuft horizontal, dann erst findet eine Aufbiegung kranialwärts statt, die dann mehr oder weniger bald in dem Appendix ventriculi endet. Das sind Zustände, die dem Erwachsenen durchaus ähnlich sind.

Die beiden Wülste, die den Eingang des Ventrikels begrenzen, sind die beiden Plicae ventriculares und Plicae vocales. Da auf die Formentwickelung der Plica vocalis schon bei der Besprechung der Epithelverklebung eingegangen wurde, so kann hier darauf verwiesen werden[1]. Die Plica ventricularis ändert ihre Form sehr unwesentlich im Laufe der Entwickelung.

Eine Falte die am dorsalen Rande des Ventrikels an embryonalen Kehlköpfen von der dreizehnten Woche an bis zur Geburt konstant zu finden und stark ausgebildet ist, mag hier anhangsweise noch erwähnt werden. Sie verläuft in der lateralen Wand des Kehlkopfes vom kranialen Rande des Tuberculum cuneiforme zunächst zum Seitenrande des Epiglottiswulstes und von da dorsalwärts umbiegend nach dem dorsalen Abschnitt des Ventriculus laryngis. In dem letzten Teil ist sie besonders deutlich an der Rekonstruktion des Kehlkopfes des Embryo von 16 Wochen zu sehen (Fig. 3). Diese recht auffallende Falte ist wahrscheinlich dieselbe Falte, die beim erwachsenen Larynx zwischen denselben Endpunkten verläuft, nur hier nicht mit der starken Ausbuchtung nach dem Epiglottiswulste zu, und im ganzen sehr viel schwächer entwickelt, so dass sie häufig nur mit Mühe wahrzunehmen ist. Es ist wahrscheinlich, dass ihre starke Ausbildung beim Fötus und beim Neugeborenen mit der starken

[1]) Vergl. pag. 325 u. f.

Entwickelung des Tuberculum cuneiforme und des gleichnamigen Knorpels zusammenhängt. Ihr Verschwinden oder Kleinerwerden kann ausserdem wohl von dem Auseinanderweichen der Arywülste und der vollständigen Eröffnung des Larynx bedingt sein.

II. Entwickelung der Knorpel des Kehlkopfes.

Über die Entwickelung der Knorpel des Kehlkopfes finden sich speziellere Angaben bei Fleischmann (9), Arnold (1), Luschka (21), Schottelius (32) und in der ausführlicheren neueren Arbeit von Nicolas (25).

Wir wollen versuchen an der Hand der Litteraturangaben und nach eigenen Beobachtungen an Schnitten und Rekonstruktionen ein zusammenhängendes Bild von der Ausbildung der Form der Knorpel zu geben.

Der jüngste menschliche Embryo (29 Tage) der zur Verfügung stand, zeigt wohl die Anlagen der meisten Knorpel schon, sie stellen aber fast immer ziemlich undeutlich begrenzte Zellanhäufungen im Bindegewebe dar, die wohl im allgemeinen eine Form ungefähr erkennen lassen, aber nicht leicht eine brauchbare Rekonstruktion erlauben. Diese wurden erst von älteren Stadien gemacht, und an der Hand der gewonnenen Vorstellungen wurden die Verhältnisse des jüngsten Stadiums kontrolliert.

Die Hoffnung auf ontogenetischem Wege primitive Zustände des Knorpelskelettes zu finden, darf von vornherein nicht gross sein, wenn man bedenkt, wie früh in der Tierreihe die Veränderungen des primitiven Kiemenskelettes vor sich gegangen sind. Dazu kommt die funktionelle Anpassung, die bei diesem Organ wohl auch bei den verschiedenen Spezies eine grosse Rolle spielen muss. Trotzdem ist es nun aber doch auf anderem Wege gelungen, eine Vorstellung von dem primitiven Knorpel-

skelett zu erhalten durch die grundlegenden Arbeiten von Dubois (6), Gegenbaur (11), Göppert (12) u. a. m. Diese gehen bekanntlich von der Ansicht aus, dass die Luftwege Beziehungen zu dem Skelett der Visceralbogen haben, und die Hauptfrage ist demnach: welche Verwendung haben die einzelnen Visceralbögen für das Larynxskelett gefunden? Auf diese Fragen haben wir auch bei der Ontogenie des menschlichen Organes Rücksicht zu nehmen, denn es muss von Interesse sein zu erkennen, ob palingenetische Prozesse hierbei mitspielen.

Wir beginnen unsere Beschreibung mit dem Ringknorpel, weil dieser nach den Angaben der Autoren zuerst auftritt. Das finden wir bei unserem jüngsten Embryo vom Menschen bestätigt. Die erste Anlage stellt eine verdichtete Bindegewebsmasse dar, die in der Umgebung des kaudalen Abschnittes des primitiven Larynx auftritt. Es ist nicht anzugeben, wo die Anhäufung dieser Massen zu allererst auftritt, auch die Untersuchung jüngerer Tierembryonen führt zu nichts. Wir finden immer gleich die geschlossene Ringanlage.

Anders wird das in den nächsten Stadien. Rekonstruiert wurde der Ringknorpel von dem 40—42 Tage alten Embryo. Histologisch ist dabei zu bemerken, dass der Knorpel zum grossen Teile noch aus dem erwähnten dichten Bindegewebe besteht, aber an gleich näher zu nennenden Stellen sah man deutlich die Entwickelung von Grundsubstanz, die allerdings noch nicht die charakteristischen Farbreaktionen des fertigen hyalinen Knorpels gab, die man wohl aber als Anlage des hyalinen Knorpels bezeichnen kann.

Um die Form des Ringknorpels zu zeigen, diene Fig. 22. Von dem median halbierten Ringknorpel ist dort die Innenansicht der linken Hälfte dargestellt. Da fällt vor allen Dingen auf, dass die dorsale Seite keine Platte besitzt, dass der Durchschnitt an dieser Stelle gar nicht so sehr viel dicker ist, als an der ventralen Seite.

Diese entwickelt sich allerdings nach kurzer Zeit schon, so dass 1—2 Wochen später die definitive Form hergestellt ist. Ausserdem ist an dieser Figur die Stelle der Anlage des hyalinen Knorpels durch eine schwarze Linie umzogen, woraus ersichtlich ist, dass diese die vordere Spange des Ringes zuerst einnimmt und dann erst dorsalwärts fortschreitet. Diese Anlage bildet also einen dorsalwärts offenen Halbring. Die Ähnlichkeit mit einem Trachealhalbring ist offenbar und man kann das wohl als eine Wiederholung der angenommenen phylogenetischen Entwickelung des Ringknorpels anerkennen.

Die weitere Frage wäre nun: entsteht dieser Halbring aus zwei gesonderten Knorpelkernen, oder ist ursprünglich schon die geschlossene Spange vorhanden? Fleischmann (9) hatte eine paarige Anlage des Ringknorpels behauptet, Arnold (1) diesen Befund bestätigt[1]; nach ihnen hatten aber alle Beobachter diese Angabe als irrige hingestellt. An dem mir zu Gebote stehenden Material konnte ich die Frage nicht mit Sicherheit entscheiden; es kämen Embryonen von 37—39 Tagen in Betracht. Einer aus dieser Zeit, der untersucht wurde, war in jener Gegend nicht so gut erhalten, dass man Sicheres hätte behaupten können. Thatsache ist, dass an der in Fig. 22 mit einem Sternchen bezeichneten Stelle eine ziemlich umfangreiche, der Gestalt nach kugelige Zone von hyaliner Knorpelanlage ist, die, wenn überhaupt, jedenfalls nur durch eine sehr kleine Brücke mit der der anderen Seite verbunden ist. Vielleicht ist doch diese paarige, verdickte Stelle wenigstens ein Anklang an die paarige Entstehung dieses Skelettstückes aus der Cartilago lateralis.

---

1) Wenn aber Arnold behauptet, dass die Verwachsung der beiden Hälften nach der Vereinigung der beiden Teile der Cartilago thyreoidea vor sich gehe, so muss ich dem, wie auch Nicolas widersprechen. Wahrscheinlich haben die so ausserordentlich verschiedenen Angaben ihren Grund in der nicht gleichmässigen Auffassung dessen, was für Bindegewebe, Vorknorpel oder Knorpel zu halten ist.

Die Weiterentwickelung des Ringknorpels bietet dann nicht mehr sehr viel besonderes. Die zuerst nicht vorhandene Platte entwickelt sich nun allmählich, und zwar wie an Fig. 22 zu bemerken ist, handelt es sich wesentlich um den kaudalen Abschnitt der Platte, denn der kraniale ist ja schon vorhanden. Es kommt dann auch sehr bald die dorsale Schliessung des Ringes durch die Anlage von hyalinem Knorpel zu stande, und die definitive Form ist erreicht. Auf das Verhalten des Knorpels zu dem Wachstum des Conus elasticus wurde schon oben (pag. 329) hingewiesen.

An der Fig. 22 ist auch durch die nicht scharf begrenzte Partie die Stelle angegeben, wo sich die Arytänoidknorpel entwickeln. Sie sind in dem Stadium, dem diese Rekonstruktion entnommen ist, noch nicht mit Sicherheit ihrer Form nach abzugrenzen. Sie stellen wohl ungefähr ein längliches, stabförmiges Gebilde dar, das zunächst noch vollkommen kontinuierlich mit dem Ringknorpel zusammenhängt, und nur aus verdichtetem Bindegewebe besteht.

In der siebenten Woche, wo die hyaline Knorpelanlage im Ringknorpel vollständig die bindegewebige Substanz verdrängt hat, kann man auch in den Arytänoidknorpeln eine gesonderte hyaline Anlage sehen: es hat sich also schon die Abtrennung der beiden Knorpel vollzogen. Diese Anlage ist scharf begrenzt und in Fig. 24 bei 50facher Vergrösserung dargestellt. Man sieht, dass nur der kaudale Teil des Knorpels vorhanden ist, man bemerkt den Processus muscularis als Hauptteil des ganzen Gebildes. Von ihm gehen zwei Fortsätze aus: ventralwärts ein schlanker Zipfel, die Anlage des Processus vocalis, und kranialwärts ein kleiner rundlicher Fortsatz, die Anlage des Apex. Die Basis des Knorpels bildet, vom Kopfe her angesehen, einen medianwärts konkaven Bogen.

Die weitere Ausbildung betrifft zunächst den Apex. Er wächst in der nächsten Zeit sehr schnell kranialwärts in die Höhe,

sodass schon in der 10. Woche seine ganze Länge von hyalinem Knorpel gebildet wird. In der 14. Woche ist die endgültige Form schon fast erreicht, er hat nur noch nicht ganz die Länge des definitiven Knorpels, die sich aber in den nächsten Wochen herausbildet. Sehr lange bleibt der Processus vocalis mit seiner Spitze, die in die Stimmbänder hineinragt, bindegewebig; er scheint erst in der 16. Woche ungefähr seine vollständige Ausbildung erlangt zu haben. An mehreren Rekonstruktionen, die von fötalen Arytänoidknorpeln angefertigt wurden, zeigte sich konstant am kaudalen Ende vor, also ventral von der gleich zu schildernden Cartilago corniculata, ein kleiner mehr oder weniger spitzer, meist schlanker Fortsatz, dessen Richtung in die aryepiglottische Falte gewendet war. Auch beim Neugeborenen kann man unter Umständen noch Spuren von ihm in einem ganz kleinen Höckerchen finden; dann scheint er sich aber zu verlieren und bezeichnet nur noch die Stelle, wo das Band entspringt, das zur Cartilago cuneiformis hingeht. Es ist wohl möglich, dass dieses embryonal wohl ausgebildete Knorpelstückchen ein Anklang ist an die bei manchen Tieren [cf. Göppert (12)] dauernd vorkommende knorpelige Verbindung mit der Cartilago cuneiformis.

Die Cartilago corniculata hängt in der Anlage mit dem Arytänoidknorpel kontinuierlich zusammen, ist aber gegen die 10. Woche hin erst deutlich als dünnes Stäbchen zu finden, besteht aber noch aus zellreichem Bindegewebe, das keine hyaline Knorpelanlage erkennen lässt. Erst in den folgenden Wochen entsteht Knorpelsubstanz und das dorsal und etwas medianwärts gerichtete Knorpelstückchen ragt in das dafür bestimmte Tuberculum am Aditus laryngis hinein.

Die Frage nach der paarigen oder unpaaren Anlage der Cartilago thyreoidea hat ein ähnliches Schicksal, wie die nach der Anlage des Ringknorpels gehabt. Auch hier hat

Fleischmann (9) zuerst die paarige Anlage beschrieben und Arnold die Angabe bestätigt.

Alle folgenden Autoren bestritten dann jene Beobachtungen. Erst Nicolas (25) hat das Verdienst der Meinung Fleischmanns zu ihrem Rechte verholfen zu haben. Es scheint aber trotzdem diese Thatsache noch nicht in die Lehrbücher allgemein übergegangen zu sein, denn in dem neuesten Werke von Schultze (34) heisst es: „In der achten bis neunten Woche beginnt der Kehlkopf zu verknorpeln und seine vier Hauptknorpel deutlich zu zeigen, von denen auch die grösseren uranfänglich aus je einem Stücke bestehen.“

Es ist deswegen vielleicht nicht überflüssig die Frage nochmals einer eingehenden Prüfung zu unterziehen und an der Hand von Rekonstruktionen klarzustellen.

Es empfiehlt sich zugleich mit der Cart. thyreoidea auch die Anlage und Ausbildung des Zungenbeines zu besprechen, da beide Gebilde nicht vollständig von einander zu trennen sind.

An dem menschlichen Embryo von 29 Tagen sind die Anlagen des Zungenbeines wohl schon zu erkennen, die der Cart; thyreoidea aber sehr undeutlich, und so mag die Beschreibung einsetzen bei einem etwa 10 Tage älteren Embryo, von dem die Rekonstruktion des Hyoids und der Cartilago thyreoidea in Fig. 20 und 21 abgebildet ist.

Die Anlagen bestehen noch zum weitaus grössten Teil aus verdichtetem Mesenchymgewebe; an der Anordnung und Gruppierung der Zellen lassen sich aber doch schon einzelne Abschnitte gut erkennen.

So zeigt der mittlere Teil — die Copula — des Zungenbeines eine deutlich konzentrische Schichtung des Gewebes. Der mittlere Teil hängt sonst aber kontinuierlich mit den seitlichen Teilen zusammen. Erst später, wenn Knorpel in ihm zur Ausbildung gekommen ist, ist auch eine scharfe Abgrenzung gegen die seitlichen Teile — die beiden Hörnerpaare — zu

sehen, die dann, wie durch primitive Gelenke mit der Copula verbunden sind.

Beim Menschen konnte die Copula immer nur als einheitliche Masse erkannt werden; bei einem Rindsembryo, wo sonst in der allgemeinen Form durchaus ähnliche Verhältnisse bestehen, kann man einen kranialen, aus verdichtetem Rindsgewebe bestehenden, kleineren Abschnitt, von einem unterhalb gelegenen grösseren, in dem schon zwischen den Zellen Grundsubstanz abgelagert ist, trennen. Ob das kraniale kleinere Stück als besondere Copula des Zungenbeines aufgefasst werden darf, kann ich nicht mit genügender Bestimmtheit sagen, da ich keinen besonderen Knorpelkern in jenem kleinen Abschnitt nachweisen konnte.

Von der Copula gehen zum Schädel hin die mächtigen Anlagen der kleinen Zungenbeinhörner, die in der Abbildung an den kranialen Enden abgeschnitten zu denken sind. Dort, wo diese Hörner an der Copula liegen, begeben sich zu ihr auch die Anlagen der grossen Zungenbeinhörner, die in diesen Stadien viel kleiner sind als die eben beschriebenen kleinen Hörner. An den Abbildungen ist das dorsale Ende der Hörner ebenfalls zu sehen: es ist mit den Anlagen der Cartilago thyreoidea in kontinuierlichem Zusammenhang. Es ist dort unmöglich zwischen dem oberen Horn dieses Knorpels und dem grossen Zungenbeinhorn eine Grenze zu machen, und auch dann noch, wenn die hyaline Knorpelanlage deutlich zu sehen ist, ist keine Grenze vorhanden (40.—42. Tag). Diese Thatsache ist zu bekannt, als dass wir hier auf sie und auf ihre Konsequenzen einzugehen brauchten [vergl. darüber Zuckerkandl (38) pag. 124 ff].

An der Rekonstruktion besteht nun weiterhin der Hauptteil der Cartilago thyreoidea aus zwei symmetrisch gelagerten und ungefähr gleich gestalteten Platten. Median sind sie durch eine breite Lücke von einander getrennt, die natürlich von Mesen-

chymgewebe ausgefüllt ist, das aber nicht als direkte Fortsetzung der paarigen Anlage etwa dichtere Bindegewebszüge erkennen lässt, sondern so beschaffen ist, dass es die Anlagen wirklich trennt, man also mit Fleischmann und Nicolas durchaus berechtigt ist, die paarige Anlage des Knorpels als erwiesen zu betrachten.

In den Platten sind nicht weit vom kaudalen Rande entfernt ziemlich grosse Löcher zu erkennen, die so weit man es nach einer nur geringen Zahl von Beobachtungen sagen darf, konstant vorhanden zu sein scheinen. Auffallend ist ihre Lage nahe dem oberen Rande der Cartilago. Das ändert sich etwas im Laufe der weiteren Entwickelung.

Bekanntlich ist dieses Foramen thyreoideum häufig auch am erwachsenen Knorpel zu finden. Es liegt dann unter dem Tuberculum thyreoideum superius, aber doch weiter von dem kranialen Rande entfernt, als bei diesem Embryo. Dies hängt mit dem erst später erfolgenden Hervorwachsen des oberen Teiles des Knorpels im Gebiet der Incisura thyreoidea superior, auf die wir noch aufmerksam zu machen haben werden, zusammen. Es konnte nicht gefunden werden, dass konstant durch das Foramen ein Nerven- oder Arterienzweig bei den Embryonen hindurchtrat.

Es wurde schon kurz angedeutet, dass die gesamte Anlage des Knorpels nicht nur aus dichten Bindegewebszellen besteht, sondern dass an einzelnen Stellen schon die Anlage von hyalinem Knorpel deutlich zu sehen ist. Diese Stellen sind in Fig. 20 und 21 mit einer schwarzen Linie umrandet worden. Sie liegen am kranialen und kaudalen Rande der Anlage. Ich glaube, dass dieses Auftreten von isolierten Knorpelkernen in Verbindung mit dem konstanten Vorkommen des Foramen thyreoideum ganz sicher für die Richtigkeit der Annahme spricht, dass zum Aufbau des Knorpels zwei Bogenpaare (vierte und fünfte Visceralbogen; cf. Dubois) verwendet worden sind. Dazu kommt noch

eine andere gleich zu besprechende entwickelungsgeschichtliche Thatsache.

In der weiteren Ausbildung verschmelzen nun die beiden erwähnten Knorpelkerne, und das ganze Gebilde, das aus dem eben geschilderten Bindegewebe bestand, verwandelt sich in hyaline Knorpelanlage, zugleich tritt aber auch eine deutliche bindegewebige Vereinigung der paarigen Teile nach der Mittellinie zu auf, so dass dann also die beiden seitlichen Knorpelanlagen durch eine bindegewebige Membran ventral zusammen hängen (40.—42. Tag).

In dieser bindegewebigen Membran geht nun die Verbreitung der hyalinknorpeligen Anlage so vor sich, dass am kranialen und kaudalen Rande die Platten mit einander direkt verschmelzen. So muss also zwischen ihnen eine von Bindegewebe ausgekleidete Lücke bleiben. (siebente bis achte Woche). In Fig. 23 ist die Ventralansicht einer Cartilago thyreoidea vom Schaf in der Rekonstruktion wiedergegeben, die die besagten Verhältnisse zeigt. Nach allem, was ich beim Menschen gesehen habe, ist dieser Vorgang dort genau ebenso. In dieser bindegewebigen Lücke tritt nun ein isolierter Knorpelkern auf, der dann weiterhin mit den benachbarten Knorpelteilen verschmilzt. (10. bis 13. Woche). In Fig. 12—15 ist der Schildknorpel eines menschlichen Embryo aus der 13. Woche in verschiedenen Horizontalschnitten wiedergegeben, um die direkte Vereinigung und die indirekte (mit Hilfe des Zwischenstückes) zu zeigen. Nicolas hat diese Art des Verschlusses genau so geschildert; in einem Punkte kann ich aber nicht mit ihm übereinstimmen, oder kann wenigstens die Angaben etwas präziser darstellen. Nicolas sagt, im Gebiet der Incisura superior komme überhaupt keine Vereinigung der Anlagen des Knorpels zu stande. In der Fig. 23 sieht man nun, dass sich die Anlagen oben und unten vollständig vereinigt haben, und durch eine annähernd gerade Linie begrenzt sind; die Andeutung einer Incisur ist gar

nicht vorhanden. Diese entwickelt sich also erst nach dieser Vereinigung, indem die seitlichen Teile noch kranialwärts wachsen. Dadurch erklärt sich zugleich, dass das Foramen thyreoideum am erwachsenen Knorpel nicht so nahe am oberen Rande liegt, wie während der Entwickelung, worauf auch schon hingewiesen wurde.

An einem Schildknorpel der 16. Woche sieht man keine Spur von dem Zwischenstück mehr; die Verschmelzung der drei Knorpelstücke ist eine vollständige.

Nicolas trägt Bedenken, das unpaare Knorpelstückchen in der Lücke des Schildknorpels als Copula zu deuten. Ich sehe dafür aber keinen Grund. Ich glaube wohl, dass man es mit der Copula von Echidna gleichstellen darf, denn wir haben ja auch sonst in der Ontogenie des Knorpels die erwähnten Ähnlichkeiten mit der Phylogenie. Dies Stück ist überhaupt nur zu verstehen, wenn man jene vergleichend anatomischen Erfahrungen zu Hilfe nimmt. Beim Schwein habe ich es auch mit voller Deutlichkeit nachweisen können.

Dass diese Copula absolut nichts mit der von Cavasse (5), Halbertsma (13), Rambaud et Renault (27) u. a. am erwachsenen Schildknorpel beschriebenen Lamina mediana zu thun hat, geht aus der Entwickelung unbedingt hervor. Nicolas hat dies auch schon genügend klar gelegt.

Das Cornu superius trennt sich während der 10. bis 12. Woche nun auch von dem grossen Zungenbeinhorn ab. In den Fällen, die mikroskopisch untersucht wurden, befand sich fast immer zwischen den beiden Knorpelstücken ein isoliertes Gebilde, eine Cartilago triticea. Auf den Schnitten liegen die drei Knorpelstücke immer ganz dicht neben einander, nur ein schmaler Bindegewebsstreifen trennt sie. Ein Ligamentum hyothyreoideum laterale ist nicht vorhanden.

Letzteres bildet sich erst aus, wenn das Zungenbein von dem Schildknorpel allmählich entfernt wird. Das geht noch

in den ersten Lebensjahren nach der Geburt vor sich. Noch bei einem 16 Wochen alten menschlichen Embryo liegen die kranialen Ränder des Zungenbeines und des Schildknorpels in gleicher Höhe.

Zahlreiche Missbildungen und Varietäten in dem Verhalten der beiden Knorpel zu einander finden in dem geschilderten Entwickelungsgange ihre Erklärung, wie es schon längst vermutet und ausgesprochen wurde [Vergl. die Arbeiten von Luschka (21), Jurasz (17), C. Schultze (33) u. a.] Auch Zuckerkandl (38) hat dies neuerdings wieder hervorgehoben [1]).

Das Cornu inferius, das Tuberculum superius und inferius, die Linea obliqua bilden sich erst in der 14.—16. Woche aus. Um die Zeit ist auch das Gelenk des Cornu inferius mit dem Ringknorpel vorhanden.

Der Knorpel der Epiglottis unterscheidet sich von allen anderen grossen Kehlkopfknorpeln dadurch, dass seine deutliche knorpelige Struktur erst sehr spät auftritt.

Er entwickelt sich natürlich nur in dem skeletthaltigen Abschnitt des Organes, wie wohl kaum noch einmal hervorgehoben werden muss. Das Verhalten der beiden Teile zum Knorpel wird in Fig. 11 deutlich dargestellt.

Als zellige Anlage ist er schon in den jüngsten untersuchten Stadien zu sehen, aber nur wenig deutlich abzugrenzen. Bei ihr ist an keiner Stelle irgend welche Andeutung einer paarigen Anlage zu sehen. Sie reicht von dem kaudalen Ende des Epiglottiswulstes nach der Spitze hin, und ist entsprechend der ursprünglichen Verbreiterung des Wulstes kaudal ebenfalls breiter als im ausgebildeten Zustand. Auffallend ist auch diese Verbreiterung der bindegewebigen Anlage im Gebiet des Aditus laryngis, dort reicht sie bis zum Arywulst heran, liegt also noch

1) Die Ossifikation der Thyreoidea zeigt in ihrem Auftreten vom 20. Jahre ab manche Ähnlichkeiten mit dem Fortschreiten der hyalinen Knorpelanlage beim Fötus. cf. Merkel (22), Bd. II, pag. 97.

in den allerdings recht kurzen aryepiglottischen Falten. In der zehnten Woche bestehen ungefähr dieselben Verhältnisse, nur dass der Stiel des Kehldeckels schlanker geworden ist, entsprechend der spitz zulaufenden Form des Wulstes. Die Zellen der Knorpelanlage liegen ganz dicht neben einander, und unmittelbar unter dem Epithel. Die Entstehung von Knorpelgrundsubstanz ist erst zu konstatieren, wenn die Drüsen vollständig ausgebildet sind, also ungefähr von der 20. Woche ab. Es kann auch wohl nicht anders sein, als dass ein derartige Abhängigkeit der beiden Gebilde von einander existiert, denn in den resistenten Knorpel könnten sich wohl kaum die Drüsen in so grosser Menge einbetten. Dass der mittlere Teil der Epiglottis frei von Drüsen bleibt, ist natürlich auch schon in dem fötalen Zustand zu erkennen. Die Fasern, die den Knorpel zum elastischen machen, treten erst in dem letzten Monat in der Grundsubstanz auf.

Schliesslich sind noch die Beziehungen der Cartilago cuneiformis (Wrisbergi) zu der Epiglottis zu untersuchen, nachdem Göppert (12) vergleichend-anatomisch nachgewiesen hat, dass ersterer von der Epiglottis herstammt.

Wie schon gesagt, reichen die Seitenteile der Anlage des Epiglottisknorpels in die aryepiglottischen Falten hinein.

Dort sind sie nicht nur zu finden, wenn diese Falten noch ganz kurz sind, sondern auch noch, wenn sie zu den dünnen, scharfrandigen Gebilden ausgezogen sind, wie sie der ausgebildete Kehlkopf zeigt. Es wird nun Knorpelsubstanz angelegt an der Stelle, wo der Wrisbergsche Knorpel später vorhanden ist. Der zwischen ihm und der Epiglottis liegende Teil bleibt bindegewebig und noch bei einem 29 Wochen alten Embryo sind starke Bindegewebszüge zu sehen, die beide Knorpelteile mit einander vereinen. In der Cartilago cuneiformis erscheint die Knorpelgrundsubstanz erst zu dieser Zeit, ist aber beim Neugeborenen sehr leicht zu finden, wie ja das ganze Gebilde

dort verhältnismässig bedeutender entwickelt ist, als beim Erwachsenen. Eine knorpelige Verbindung wird mit der Cartilago arytaenoidea nicht hergestellt, nur jener kleine erwähnte Fortsatz dieses Knorpels scheint diese Verbindung gewissermassen anzustreben. Beim Menschen hat die Cartilago cuneiformis ihren ursprünglichen, auch ontogenetisch nachweisbaren Zusammenhang mit der Epiglottis also eingebüsst und die bei einer Reihe von Tieren vorhandene Verbindung mit dem Arytänoid ist auch verloren gegangen.

Schlussbetrachtungen.

Überblicken wir nun noch einmal die geschilderten Vorgänge bei der Entwickelung des Kehlkopfes, so lassen sich auf Grund der erwähnten Thatsachen folgende Punkte, die allgemeineres Interesse haben und deswegen besonders hervorgehoben werden müssen, erkennen.

1. Zusammenhang der Kehlkopfsanlage mit den beim Menschen entwickelten Visceralbögen. Der am weitesten kaudal liegende Bogen, der beim Menschen noch erkennbar war, ist der fünfte. Für die Existenz weiter kaudalwärtsliegender Bogen oder Bogenrudimente konnte bis jetzt keine ontogenetische Grundlage gefunden werden.

Obgleich die kaudale Abgrenzung der fünften Bögen, die am Vorderdarmabschnitt in das Lumen hinein ragten und als Arytänoidwülste weiterhin fortbestehen, nur vermutungsweise gemacht wurde, kann man doch mit Sicherheit nachweisen, wie das Material dieser Bögen wirklich zum Aufbau des Kehlkopfes verwendet wird. Wir konnten in vollständiger Reihenfolge die Schicksale der Arytänoidwülste durchgehen bis zum entwickelten Kehlkopf, wo sie als bekannte Falten mit den Tubercula cunei-

formia und corniculata ventral dann in die Plicae aryepiglotticae übergehen.

Sicher wird auch das Gebiet des vierten, dritten und auch wohl ein Teil des zweiten Visceralbogens des menschlichen Embryo zum Bau des Larynx verwendet, wie schon durch frühere Untersucher [Rathke (28), Reichert (29), His (16) etc.] angegeben wurde. Zur vollständigen Klarlegung dieser Frage und Abgrenzung dieser Bogen kranialwärts, ist es aber nötig die Bildungsgeschichte der Mund- und der Rachenhöhle ausgedehnt darzustellen. Das würde uns aber zu weit von dem eigentlichen Thema abführen. Die diesbezüglichen Untersuchungen z. B. von Dursy (7), Born (4), His (16) zeigen in ihren Differenzen, dass auch da noch nicht alles spruchreif ist.

2. Haben wir dann auf die wichtige und interessante Frage einzugehen, ob und welche Beziehungen in der ontogenetischen Bildung der Kehlkopfknorpel zu ihrer phylogenetischen Abstammung gefunden werden können, d. h. also zu untersuchen wie weit die Ähnlichkeit des sich entwickelnden menschlichen Larynxskeletts mit den fertigen Formen niederer Stufen in der Stammesentwickelung geht.

Dabei ist zu allererst darauf Rücksicht zu nehmen, dass es falsch wäre, die entwickelungsgeschichtlich vorhandenen Visceralbögen ohne weiteres als Stelle der Ausbildung der im entwickelten Tier oder Menschen vorhandenen Knorpel oder Skelettgebilde zu bezeichnen. Wie viel Falsches könnte gesagt werden, wenn man z. B. meinte, dass der Knorpel, der sich in den Arytänoidwülsten — den fünften Visceralbögen — und ihren Derivaten beim Erwachsenen vorfindet, fünfter Schlundbogenknorpel wäre. Dass früher so geurteilt wurde, beweist die Litteratur; dass wir jetzt vorsichtiger urteilen müssen, ist das grosse Verdienst Gegenbaurs, der auf die ausgedehnten Verschiebungen gerade in diesem Gebiete so nachdrücklich hingewiesen hat. Das einzige

Kriterium zur Beurteilung dieser Fragen ist das Ergebnis der vergleichenden Anatomie.

Wenn wir von den dort erworbenen Kenntnissen ausgehend, die Ontogenie des menschlichen Kehlkopfes prüfen, so sehen wir manche recht interessante Übereinstimmung, auf die im Zusammenhang bisher doch noch nicht aufmerksam gemacht wurde.

Wir wollen dabei die Zungenbeinentwickelung ebenfalls in den Kreis unserer Betrachtungen ziehen.

Das kleine Zungenbeinhorn — der zweite Visceralbogen — stellt in der Ontogenie einen ausserordentlich mächtigen Visceralknorpel dar, der diese starke Ausbildung wohl seinen ursprünglichen Beziehungen zu dem grössten Visceralbogen, dem Unterkiefer verdankt, mit dem er dorsalwärts zusammenhängt; seine Form als Visceralbogen ist leicht wieder zu erkennen. Dagegen treten die nun folgenden Visceralknorpel beim Menschen ausserordentlich zurück.

Der dritte Visceralknorpel bildet die Anlage des grossen Zungenbeinhornes. In der Medianlinie befindet sich die Copula, für die die Vermutung ausgesprochen werden konnte, dass sie sich aus zwei übereinander liegenden Teilen entwickelt [1]).

Wie der erste Knorpel mit dem zweiten dorsalwärts zusammenhängt, konnte auch dort ein ähnlicher Zusammenhang des dritten und vierten Bogens gezeigt werden.

Der vierte und fünfte Visceralbogen soll für die Cartilago thyreoidea verwendet werden, und wir finden auch in der Ontogenie dieses Knorpels interessante Reminiscenzen an diese Stammesentwickelung. Wir sahen, dass das konstante Vorkommen des Foramen thyreoideum als Zeichen für eine Verschmelzung aus zwei Teilen aufzufassen sei. Dann können sicher die beiden gesondert am kranialen und kaudalen Rande

---

1) Beim Rindsembryo cf. pag. 342.

auftretenden Knorpelkerne in dem Sinne verwendet werden, und schliesslich müssen wir das unpaare zwischen beiden Bögen auftretende Knorpelstück als Copula ansehen, die demselben Gebilde bei Echidna entspricht.

Für diese fünf Knorpelpaare haben wir nun beim Menschen fünf Schlundbögen; es ist kein Grund den rudimentären fünften dabei ausser Acht zu lassen. Wir können bis jetzt also die „ontogenetische Entstehung eines Kiemenskelettteiles an die Existenz des betreffenden Kiemenbogens“ [1]) knüpfen, wie ich also im Widerspruch zu den Ausführungen von Gegenbaur sagen kann. Gegenbaur will in der Voraussetzung, dass der fünfte Kiemenknorpel der nach Dubois (6) zur Cartilago thyreoidea mit verwendet wird, bei den Säugetieren und beim Menschen keinen entsprechenden Bogen hat, eine Berechtigung erblicken, auch für die Deutung anderer Skelettstücke sich nicht an die Existenz der Kiemenbogen dieser Tiere zu binden. Damit wird der Annahme Gegenbaurs über die Epiglottisabstammung natürlich keine wesentliche Stütze entzogen, da sie in der Hauptsache doch auf anderen Beobachtungen begründet ist.

Es ist aber doch nicht unwesentlich, diesen Punkt hier noch besonders hervorgehoben zu haben, weil dadurch bewiesen wird, dass wir doch mitunter noch primitivere Verhältnisse bei den Säugetieren und beim Menschen finden, als wir wussten; und weil die Übereinstimmung der Zahl der Visceralbögen mit den Skelettteilen wohl als weitere Stütze der Kiemenknorpeltheorie verwendet werden kann.

Der Epiglottisknorpel nun soll nach Gegenbaur (11) aus dem sechsten Visceralbogen stammen und es fragt sich, ob die Thatsachen, die er zum Beweise dieser Annahme beibringt, in der Ontogenie der menschlichen Epiglottis wieder zu finden sind. Wir verlassen damit natürlich die direkt beim

[1]) cf. Gegenbaur (11), pag. 48.

Menschen beobachteten Schlundbögen (5) und halten uns also nur an die Prüfung einiger von Gegenbaur erwähnten Beweise in der stammesgeschichtlichen Entwickelung.

Nach den hier vorliegenden Untersuchungen findet man solche nicht in der Anlage und primitiven Gestalt des Knorpels. Auch konnte keine eigentlich paarige Anlage des Organes gefunden werden. Dagegen zeigten sich doch in der Formentwickelung einige wichtige Thatsachen, die gut mit den Göppertschen Untersuchungen in Einklang zu bringen sind, die ja die Theorie Gegenbaurs unterstützen. Wir konnten beim Menschen in der Anlage der Epiglottis ein primitives Verhalten wiederfinden, in dem wir von Anfang an den skeletthaltigen und skelettlosen Abschnitt trennen konnten und in ähnlicher Weise wie bei den von Göppert untersuchten Säugetieren entwickelt fanden.

Auch beim Menschen existiert zu einer frühen Periode der Ontogenie die Plica epiglottica lateralis, und umfasst teilweise den Aditus laryngis. Diese Falte, oder der sklettlose Teil der Epiglottis behielt dann entsprechend den grossen Veränderungen, die im Gebiet des weichen Gaumens, bedingt durch die andere Art der Nahrungsaufnahme, vor sich gegangen sind, nicht den primitiven Verlauf bei, sondern setzte sich, wie ich zeigen konnte, mit Gebilden des Pharynx in Verbindung und wurde einbezogen in die Plica pharyngoepiglottica. So kann also auch an der ausgewachsenen Epiglottis jener skelettlose Teil noch wiedergefunden werden, und die Epiglottis des Menschen ist dann nicht ganz so weit in die Reihe der rudimentären Bildungen eingetreten, wie Göppert meint[1]). Dann konnten wir auch beim Menschen einen Zusammenhang der Epiglottisanlage mit der Cartilago cuneiformis nachweisen, deren phylogenetische Zusammengehörigkeit Göppert gezeigt hatte und als Stütze für die Gegenbaursche Theorie anführt.

---

[1]) Göppert (12), pag. 147.

Den siebenten Visceralbogen sieht Gegenbaur in der Cartilago lateralis der Amphibien, von der das Cricoid, die Arytänoide und das Trachealskelett abgeleitet wird[1]). Es ist ganz unmöglich, auch dafür Beweise in der Ontogenie des Menschen zu erwarten. Aber es können doch wohl einige leise Anklänge an gemeinschaftliche Beziehungen auch hier gefunden werden. Der entwickelungsgeschichtlich kontinuierliche Zusammenhang zwischen Ring- und Aryknorpel gehört hierher. Vielleicht auch das erste Auftreten eines Knorpelkernes im Ringknorpel ziemlich weit ventral von der Anlage der Arytänoidknorpel, denn nach den Untersuchungen von Märtens (siehe dieses Heft) scheint die dorsale Verlagerung des Arytänoidknorpel bei Anuren das primitivere Verhalten zu sein.

Der Ringknorpel zeigt vielleicht eine paarige Anlage des hyalinen Knorpels, was der paarigen Cartilago lateralis entsprechen würde. Jedenfalls hat er aber darin eine grosse Ähnlichkeit mit dem Trachealskelett, dass ventralwärts sein Ring zuerst geschlossen ist, während dorsal der Verschluss erst später auftritt, auch die Platte sich durch ihre spätere Anlage noch als sekundäre Differenzierung kennzeichnet.

Eine Ähnlichkeit mit einer Reihe von Säugetieren konnten wir auch noch in dem pag. 340 beschriebenen Fortsatz der Aryknorpel finden, der in die aryepiglottische Falte hineinragt. Dies deutet auf die bei jenen Tieren dauernd bestehende knorpelige Verbindung zwischen Aryknorpel und Cartilago cuneiformis hin.

Dieser Knorpel ist dann beim Menschen rudimentär geworden, worauf auch seine geringe Ausbildung beim Erwachsenen im Vergleiche zu der des Neugeborenen zu beziehen ist.

---

[1]) Auf die andere Auffassung Wiedersheims (37) brauche ich nicht einzugehen; eine wirkliche Entscheidung kann hier ja doch nicht gebracht werden.

Die Trachealringe legen sich in ihrer späteren Form schon ganz früh an; die Angaben der Litteratur (mit Ausnahme von Fleischmann) und eigene Beobachtungen stimmen darin überein, dass keine paarige Anlage zu erkennen ist. Hier finden wir also keine Anlehnung an die ursprünglichen Formen.

In der Ontogenie ist also sehr wohl der erste (Unterkiefer) und zweite Visceralbogen (Hyoid) als solcher in bedeutender Entwickelung zu erkennen. Die weiter folgenden dritten bis fünften Bögen (2. Hyoid, 1. und 2. Thyreoid) sind schon viel geringer ausgedehnt; sie sind nur im ventralen Abschnitt mit genügender Deutlichkeit zu bemerken. Dagegen ist in dem sechsten und siebenten Bogen (Epiglottis und Cart. lateral. keine Visceralbogennatur zu finden, was nicht zu erwarten war, wenn man bedenkt, wie ausserordentlich früh in der Stammesentwickelung diese Bogen schon umgewandelt wurden.

3. In der äusseren Form und im Wachstum des sich entwickelnden Kehlkopfes sehen wir auch einige Verhältnisse wiederkehren, die Ähnlichkeiten mit dem Zustande niederer Tiere erkennen lassen.

a) Die enorme Ausdehnung der Arytänoidwülste in den frühsten Stadien des menschlichen Larynx erinnert zweifellos an die Verhältnisse der entsprechenden Teile bei Amphibien. Aber auch mit dem Kehlkopf niederer Säugetiere kann eine Übereinstimmung wohl gefunden werden, denn dort ist die Form der Aryfalten z. T. so wie vorübergehend in mittleren Stadien beim Menschen (cf. die Abbildungen von Gegenbaur).

b) In Bezug auf das Wachstum des Kehlkopfes ist zu bemerken, dass wir von Anfang an eine auffallende Grösse des Organes im Vergleich mit der Gesamtkörperlänge feststellen konnten, die aber dann gegen das Ende des Fötallebens wieder abnimmt, denn beim Neugeborenen ist der Kehlkopf nicht mehr unverhältnismässig gross.

Sehr gut war ferner in der Ontogenie auch das kranialwärts Vorwachsen der Arytänoidwülste zu verfolgen, wobei die definitive Lage dieser fünften Visceralbogenteile ausserordentlich verschoben wird. Sie kommen mit ihrem kranialen Ende dabei fast in die Gegend der zweiten Kiementasche. Das ist zweifellos mit der von Gegenbaur vergleichend-anatomisch festgestellten Verschiebung des Larynx zum Hyoidkomplex hin in Parallele zu setzen.

4. Die eigentümliche Epithelverklebung an weit ausgedehnten Partien des embryonalen Kehlkopfes ist ein Punkt, dessen Bedeutung nicht recht einzusehen ist. Es wurde gezeigt, dass sie nicht, wie bisher angenommen wurde, ganz vollständig ist, sondern dass stets eine, wenn auch ausserordentlich enge Kommunikationsöffnung zwischen Pharynx und Trachea bleibt. Aber auch so ist ihr Grund noch unklar. Ob sie nur mit dem schnellen Wachstum der beiden Arywülste zusammenhängt, oder ob sie damit in Beziehung zu bringen ist, dass die Seitenwände des Larynx, die ursprünglich ins Lumen vorspringende Wülste waren, dadurch erst abgeplattet werden sollen, damit die definitiven Formen erreicht werden, ist schwer zu sagen. Jedenfalls scheint hierfür die Phylogenie keine Analogie zu bieten; dies ist eine kainogenetische Erscheinung. Es liegt eine zu einem besonderen Zweck vorgenommene Änderung und Abweichung von jenem Bauplan vor.

Wenn auch im Vorstehenden keine erschöpfende Darstellung der Organogenie des Larynx gegeben werden konnte, so lassen doch die herausgegriffenen Kapitel schon erkennen, wie wertvoll derartige Beobachtungen für das Verständnis der ausgebildeten Formen sind. Es genügt sicher nicht, die erste Anlage eines Organes nachgewiesen zu haben, sondern es sind auch möglichst eingehende Untersuchungen der weiteren Aus-

bildung bis zu deren Ende hin, anzustellen, die dann doch noch manche Überraschungen bringen. Allerdings dürften solche Arbeiten nur an der Hand der Ergebnisse der vergleichend-anatomischen Forschungen gemacht werden; ohne Benutzung ihrer Resultate werden zahllose Befunde unverständlich bleiben. Wiederum kann auch die richtige Verwertung der Organogenie die verschiedenen Hypothesen der vergleichenden Anatomie stützen helfen.

Indem ich vorliegende Untersuchungen Herrn Professor Merkel, meinem hochverehrten Chef, in dieser Festschrift widme, bitte ich ihn, meine Arbeit als Zeichen des Dankes aufzunehmen für die überaus liebenswürdige Anteilnahme und das stets rege Interesse, das er mir und meinen Arbeiten jeder Zeit dargebracht hat.

Göttingen, im Juli 1897.

Erklärung der Zeichnungen.

Fig. 1. Konstruierter Medianschnitt durch die in Fig. 16 abgebildete Rekonstruktion des Kehlkopfes mit Zungengrund von einem 28—29 Tage alten menschlichen Embryo. Die Rekonstruktion wurde in 100 facher Vergrösserung angefertigt. Dieser Medianschnitt ist auf die Hälfte verkleinert, also bei 50 facher Vergrösserung gezeichnet. Am Zungengrund ist das Foramen coecum und die Abgrenzung der Epiglottis bemerkbar. Letztere Abgrenzung würde bei Schnitten durch die seitlichen Teile der Epiglottis tiefer sein müssen; hier in der Mittellinie ist die Vertiefung etwas ausgefüllt durch die dort verlaufende Plica glossoepiglottica mediana. Aus den Arytänoidwülsten ist das Tuberculum cuneiforme und corniculatum zu erkennen. Die durchschnittenen Epithelien sind punktiert.

Die Arywülste sind in grosser Ausdehnung verklebt; an ihrem dorsalen Abhang ist die Kommunikationsöffnung zwischen Pharynx und Trachea bemerkbar. Am Anfang der Trachea ist eine kleine Lücke in der Epithelverklebung. Die mit Fig. 5 und Fig. 6 bezeichneten Striche bedeuten, dass diese Schnitte in der betreffenden Höhe durch den Embryo horizontal geführt wurden.

Fig. 2. Konstruierter Medianschnitt durch die in Fig. 17 abgebildete Rekonstruktion des Kehlkopfes etc. von einem 40—42 Tage alten Embryo. Dieser Schnitt ist auf dieselbe Grösse gebracht worden, wie Fig. 1. Als Norm ist zu diesem Zwecke die Entfernung des Epiglottiswulstes von der ventralen Ösophaguswand benutzt (cf. Text pag. 320).

Die Art der Wiedergabe wie in Fig. 1. Von Knorpeln ist der Durchschnitt des Zungenbeines und des Ringknorpels zu sehen. Die C. thyreoidea ist nicht getroffen, weil die beiden Hälften noch nicht median vereinigt sind. Die mit Fig. 7 und 8 bezeichneten Striche bedeuten, dass die darunter abgebildeten Schnitte in der betreffenden Höhe durch den Embryo horizontal geführt sind.

Fig. 3. Konstruierter Medianschnitt durch die Rekonstruktion eines menschlichen Embryo von 16 Wochen. Die Grösse ist dieselbe wie bei den vorhergehenden Figuren. Die Epithelverklebung ist fast vollständig gelöst. An der Incisura interarytaenoidea ist noch ein kleiner Rest davon zu sehen.

Die punktierte Linie unter dem Eingang zum Ventriculus laryngis ist die Linea arcuata inferior (Reinke), die die am längsten verklebte Stelle bezeichnet. Von der ventralen Fläche des Tuberculum cuneiforme geht die im Text pag. 335 beschriebene Falte zur Epiglottis und dann zum dorsalen Ende des Ventriculus laryngis. Die mit Fig. 9 und 10 bezeichneten Striche beziehen sich wieder auf die Querschnittsfiguren in dieser Höhle. cfr. Fig. 1 und 2.

Fig. 4. Durchschnitt eines erwachsenen Kehlkopfes nach Merkel, Topographische Anatomie, Bd. II, pag. 83. Die Grössenverhältnisse sind dieselben wie in den vorhergehenden Figuren.

Fig. 5 und 6. Schnitte durch den Kehlkopf eines Embryo von 28—29 Tagen in der in Fig. 1 bezeichneten Höhe. Vergr. 65. In Fig. 5 sind in den Arytänoidwülsten die erste Anlage der Knorpel. In Fig. 6 ist die ausgedehnte Epithelverklebung zu sehen mit den parallel zur Längsrichtung des Spaltes gerichteten Epithelzellenkernen. An dem Querschnitt des Epiglottiswulstes und an der dorsalen Wand (am queren Schenkel der ankerförmigen Figur) sind die offenbleibenden Lumina zu finden.

Fig. 7 und 8. Querschnitte durch den Kehlkopf eines menschlichen Embryo von 40—42 Tagen in den in Fig. 2 bezeichneten Höhen (ca. 30fache Vergr.). Fig. 7 zeigt in dem Bindegewebe die Querschnitte der Aryknorpel. Oben in der Figur ist der Epiglottiswulst mit den an ihn gelagerten in dem senkrechten Spaltraum ausgedehnt verklebten Arytänoidwülsten. Im Epiglottiswulst ist deutlich die Rinne zu sehen, die durch Anlegen an die beiden Arywülste entstanden ist. Der lange gebogene spaltförmige Hohlraum unten in der Figur ist der Querschnitt des Pharynx. In der Mitte der verklebten senkrechten Spalte ist die bleibende Kommunikationsöffnung zu finden.

In Fig. 8 sind die Anlagen des Zungenbeins (oben), der Cartilago thyreoidea und des Ringknorpels zu sehen. Die beiden Thyreoidhälften sind durch verdichtetes Bindegewebe mit einander verbunden, Stelle des Incis. sup. Die Ringknorpelanlage liegt dem Epithel sehr dicht an. Die Epithelverklebung im Lumen des Larynx beginnt sich zu lösen.

Fig. 9 und 10. Querschnitte durch den Kehlkopf eines menschlichen Embryo von ca. 16 Wochen, in den in Fig. 3 bezeichneten Höhen. 15fache Vergrösserung.

Fig. 9. Das Lumen des Larynx ist annähernd dreiseitig. An der Basis des Dreiecks ist der Epiglottiswulst mit einem Rest Knorpel. Dort ist auch am Lumen eine mit einem kleinen Sterne versehene Falte, die im Text auf pag. 335 beschrieben ist.

Durchschnitte des Zungenbeines, des Schildknorpels, der Arytänoidknorpel mit dem Muscul. arytaenoideus transversus.

Fig. 10. Sehr deutlich ist hier das im Text pag. 329 erwähnte Verhalten des Conus elasticus zu dem Ringknorpel. Ähnlich ist der Ansatz des Musculus thyreoarytaenoideus in dem lockeren Gewebe. Der Schildknorpel und der Anfang des Ringknorpels ist auf dem Schnitt getroffen.

Fig. 11. Querschnitt durch den freien Teil der Epiglottis eines 24 Wochen alten menschlichen Embryo, 0,6 mm von der Spitze entfernt. d u. v bezeichnen die dorsale und ventrale Seite der Epiglottis. Man kann leicht den skelett-

haltigen und skelettlosen Abschnitt von einander unterscheiden. In ersterem ist die Anlage des Knorpels zu erkennen. Der Gesamtquerschnitt stellt die im Text mehrfach erwähnte viereckige Figur dar.

Fig. 12—15. Stellen Querschnitte durch den Winkel des sich entwickelnden Thyreoidknorpels dar von einem 13 wöchigen menschlichen Embryo. Fig. 12: in der Gegend der Incisura superior. Fig. 13 zeigt die direkte Vereinigung der beiden Knorpelplatten. Fig. 14 zeigt die Copula, an die sich die beiden seitlichen Platten anlegen. Fig. 15 ist unterhalb der Copula geschnitten und zeigt wieder die dort erfolgende direkte Vereinigung.

Fig. 16. Rekonstruktion des Kehlkopfeinganges und des Zungengrundes von einem 28—29 Tage alten menschlichen Embryo. Die Ansicht ist vom Dorsum und etwas vom Kopfe her gesehen. Die Rekonstruktion ist bei 100 facher Vergrösserung ausgeführt, wurde dann in halber Grösse gezeichnet, und bei der Reproduktion auf $^2/_3$ dieser Grösse gebracht. Die Rachenwand ist an der mit * bezeichneten Stelle entfernt.

Die beiden rechts und links vom Ösophagus hervorhängenden Gebilde sind die vierten Kiementaschen. Die dritten und zweiten sind ebenfalls angedeutet. Die übrige Beschreibung siehe im Text, pag. 315 und folgende.

Fig. 17. Rekonstruktion des Kehlkopfeinganges mit Umgebung von einem 40—42 Tage alten menschlichen Embryo. Die Rekonstruktion wurde in 60 facher Vergrösserung ausgeführt und für die Zeichnung in Viertelgrösse verkleinert. Diese stellt also 15 fache Vergrösserung dar. Die mit einem * bezeichnete Stelle ist wieder die Schnittfläche der Rachenwand. For. coec. = Foramen coecum und s. Rw. = die im Text beschriebenen seitlichen Rachenwülste. Die genauere Beschreibung siehe im Text, pag. 320 und folgende.

Fig. 18. Kehlkopfseingang eines ca. 30 Wochen alten menschlichen Embryo, mit Umgebung. Doppelte Grösse. Die hintere Rachenwand ist aufgeschnitten. Die beiden Abschnitte der Epiglottis sind durch eine deutliche Falte getrennt. Zu der Epiglottis treten vom Rachen her die seitlichen Falten heran.

Fig. 19. Kehlkopfseingang eines Neugeborenen, von hinten her gesehen, nach Durchschneidung der hinteren Rachenwand, die teilweise nach der linken Seite herumgelegt ist. Die ausserordentlich stark ausgebildete Plica pharyngo-epiglottica ist namentlich links weithin zu verfolgen. Der freie Teil der Epiglottis ist auffallend kurz. (Natürliche Grösse.)

Fig. 20. Zungenbein und Cart. Thyreoideaanlage eines 39—40 Tage alten menschlichen Embryo. Die Rekonstruktion wurde bei 60 facher Vergrösserung gemacht, in der Wiedergabe auf die Hälfte verkleinert. Die stark ausgebildeten kleinen Zungenbeinhörner sind oben abgeschnitten. Die beiden Hälften der Cartilago thyreoidea sind vollkommen von einander getrennt. Die Stellen, die Anlage von hyalinem Knorpel zeigen, sind mit schwarzen Linien umzogen. C. m. = kleines Zungenbeinhorn. C. ma. = grosses Zungenbeinhorn. Thyr. = Cartilago thyreoidea.

Fig. 21. Dieselbe Rekonstruktion in denselben Verhältnissen von der rechten Seite her gesehen. Auch hier wieder sind die Anlagen von hyalinem Knorpel mit der schwarzen Linie umzogen. Bezeichnungen wie in Fig. 20.

Fig. 22. Die Innenansicht der linken Hälfte eines median halbierten Ringknorpels von einem menschlichen Embryo von 40—42 Tagen. Die Rekonstruktion wurde in 60facher Vergrösserung gemacht, in der Zeichnung auf die Hälfte verkleinert. Die oben unscharf begrenzte Stelle ist der Übergang zum Arytänoidknorpel. Die Anlage von hyalinem Knorpel ist mit der schwarzen Linie umzogen. Die mit einem * versehene Stelle ist im Text, pag. 338, näher erklärt, sie stellt die erste grössere Anhäufung von hyaliner Knorpelanlage dar.

Fig. 23. Ventrale Seite einer Cartilago thyreoidea vom Schafsembryo. (Entsprechend im Stadium ungefähr einem menschlichen Embryo aus der 9. bis 10. Woche.)

Fig. 24. Hyalinknorpelige Anlage einer rechten Cartilago arytaenoidea von einem menschlichen Embryo aus der 7.—8. Woche, von innen her gesehen (mediale Fläche). Die Rekonstruktion wurde bei 50facher Vergrösserung ausgeführt und in derselben Grösse gezeichnet.

Litteratur.

---

1. Arnold, Fr., Handbuch der Anatomie des Menschen. II. Bd., 2. Hälfte, Freiburg i. B., 1851, pag. 1317.
2. v. Baer, K. E., Über Entwickelungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion. Königsberg 1828, 1837.
3. Bonnet, R., Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Haussäugetiere. Berlin 1891.
4. Born, G., Über die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugetieren. Archiv f. mikroskopische Anatomie, Bd. 22, 1883, pag. 271—318. Mit Tafel X, XI.
5. Cavasse, Sur les fractures traumatiques du larynx. Thèse de Paris, 1833.
6. Dubois, Eg., Zur Morphologie des Larynx. Anatomischer Anzeiger, I., 1886, pag. 178—186, 225—231.
7. Dursy, E., Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Tübingen 1869.
8. Eberth, C. J., Hochgradiger Defekt der Epiglottis. Archiv für path. Anat. und Physiologie v. Rud. Virchow, Bd. 43, 1868, pag. 135, 136.
9. Fleischmann, G., De chondrogenesi asperae arteriae et de situ oesophagi abnormi nonnullia. Erlangen 1820.
10. Ganghofner, F., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Kehlkopfes. Mit 2 Tafeln. Zeitschrift f. Heilkunde, Bd. I, Prag 1880, pag. 187—206.
11. Gegenbaur, C., Die Epiglottis. Vergleichend-anatomische Studie. Leipzig 1892.
12. Göppert, E., Über die Herkunft des Wrisbergschen Knorpels. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Säugetierkehlkopfes. Mit 2 Tafeln. Morpholog. Jahrbuch, XXI. Bd., pag. 67—151, 1894.
13. Halbertsma, H. J., De lamina mediana cartilaginis thyreoideae. Verslagen en mededeelingen der koninklijke Akademie van Wetenschappen. Afdeeling Natuurkunde. Elfde Deel, Jahrgang 1861, pag. 350—359. Mit einer Tafel.

14. Henle, J., Vergleichend-anatomische Beschreibung des Kehlkopfes mit besonderer Berücksichtigung des Kehlkopfes der Reptilien. Leipzig 1839.
15. Hertwig, O., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Dritte Auflage. Jena 1890.
16. His, W., Anatomie menschlicher Embryonen. I—III mit Atlas. Leipzig 1880—1885.
17. Jurasz, A., Eine seltene Anomalie des Schildknorpels und dessen Verbindung mit dem Zungenbein. Archiv f. Anatomie und Entwickelungsgeschichte von His und Braune, Jahrg. 1877, pag. 399—400.
18. v. Kölliker, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Zweite Auflage. Leipzig 1879.
19. Kohlbrugge, J. H. F., Der Larynx und die Stimmbildung der Quadrumana. Bijdragen tot de Natuurlijke Geschiedenis van Menschen en Dieren. Overgedrukt uit het Natuurkundig Tijdschrift voor Ned-Indie, DC. LV, afl. 2. Batavia 1895.
20. v. Luschka, H., Über den Mangel eines kontinuierlichen oberen Hornes der Cartilago thyreoidea des Menschen. Archiv f. patholog. Anat. und Physiol. etc. von R. Virchow, Bd. 42, 1868, pag. 478, 479.
21. Derselbe, Der Kehlkopf des Menschen. Tübingen 1871.
22. Merkel, Fr., Handbuch der topographischen Anatomie.
23. Derselbe, Menschliche Embryonen verschiedenen Alters auf Medianschnitten untersucht. Ein Beitrag zur Mechanik der Entwickelung. Abhandlungen d. königl. Gesellschaft der Wissenschaften in Göttingen, Bd. 40, 1894.
24. Minot, Ch., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Deutsche Ausgabe mit Zusätzen des Verfassers von S. Kästner. Leipzig 1894.
25. Nicolas, A., Recherches sur le développement de quelques éléments du larynx humain. Bibliographie anatomique, Nr. 5, 1894, pag. 176—190.
26. Putelli, F., Über einige Verklebungen im Gebiete des Kehlkopfes des Embryo. (Aus dem Laboratorium des Prof. Schenk in Wien.) Medizinische Jahrbücher. Wien 1888, pag. 323—328.
27. Rambaud et Renault, Origine et développement des os. Acc. d'un Atlas grand in 4° de 28. planches. Paris 1864.
28. Rathke, H., Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Leipzig 1861.
29. Reichert, C., Über die Visceralbögen der Wirbeltiere im allgemeinen und deren Metamorphosen bei den Vögeln und Säugetieren. Mit 2 Tafeln. Archiv f. Anatomie, Physiologie u. wissenschaftl. Med., 1837, pag. 120—222.
30. Reinke, Fr., Untersuchungen über das menschliche Stimmband. Fortschritte der Medizin von Prof. Eberth u. Goldscheider, 1895, Nr. 12, pag. 469—478.
31. Roth, W., Der Kehldeckel und die Stimmritze im Embryo, nebst einigen Bemerkungen über die Entwickelung der Schleimdrüsen. (Taf. X, XI.) Mitteilungen aus dem embryologischen Institute d. k. k. Universität Wien von Schenk, Bd. I, pag. 145—162, 1880.

32. Schottelius, M., Die Kehlkopfknorpel. Untersuchungen über deren physiologische und pathologische Texturveränderungen. Mit 6 Tafeln. Wiesbaden 1879.
33. Schultze, Karl, Über Anomalien des Schildknorpels. Inaug.-Dissert. Kiel 1890, 24 pag.
34. Schultze, O., Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. Leipzig 1897.
35. Symington, On the Relations of the Larynx and Trachea to the Vertebral Column in the Foetus and Child. Journal of Anat. and Phys., Vol. IX, pt. 3.
36. Valentin, G., Handbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen, mit vergleichender Rücksicht der Entwickelung der Säugetiere und Vögel. Berlin 1835.
37. Wiedersheim, R., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Zweite Auflage. Jena 1886.
38. Zuckerkandl, E., Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Kehlkopfes und der Luftröhre. Aus: Handbuch der Laryngologie und Rhinologie, herausgegeben von P. Heymann. Wien 1896, Bd. I, pag. 55—133.

ÜBER DIE

ENTWICKELUNG DER AUGENMUSKULATUR BEIM SCHWEIN.

VON

KARL REUTER
AUS HANNOVER.

Mit 8 Abbildungen auf Tafel XXVII/XXVIII.

Im Anschluss an meine Untersuchungen über die Entwickelung der Kaumuskulatur beim Schwein[1]), unternahm ich es auf Veranlassung von Herrn Professor Merkel in ähnlicher Weise die Entwickelung der Augenmuskulatur bei demselben Säugetier zu bearbeiten.

Es war mir gelungen, das bereits vorhandene und zur ersten Arbeit benutzte Material mit dem Laufe der Zeit in erwünschter Weise zu ergänzen und zu vervollkommnen, und ich möchte auch hierbei nicht vergessen, Herrn Tierarzt Kabitz für die Beschaffung der Embryonen meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Eine spezielle Bearbeitung der Entwickelung der Augenmuskeln beim Säugetier war bisher, soweit mir bekannt ist, noch nicht unternommen worden, und diejenigen Fragen, deren Beantwortung zur Zeit in der Litteratur in Angriff genommen worden ist, dürften durch die vorliegenden Untersuchungen eine gewisse Vervollständigung erfahren.

Was die Herstellung der Schnittserien anbetrifft, so habe ich dabei an meiner bisherigen Methode festgehalten. Die Embryonen wurden möglichst frisch in erwärmter Zenkerscher Flüssigkeit fixiert. Nachdem sie ausgewaschen waren, folgte die Behandlung mit Jod-Jodkalium in 70% Alkohol, darauf Durch-

---

[1]) Anatomische Hefte. I. Abteilung. Heft XXII.

färbung in Hämatoxylin, sehr sorgfältige Härtung und endlich Einbettung in Paraffin. Die Schnitte wurden mit Eiweiss aufgeklebt und mit Eosin nachgefärbt.

Die Gleichartigkeit der Behandlung erleichtert die Beurteilung der verschiedenen Schnittserien ausserordentlich, und das Fehlen aller Schrumpfungserscheinungen, sowie die mit allen Details erhaltenen Kernteilungsbilder, besonders bei den jüngeren Stadien, dokumentieren die Zweckmässigkeit der angewandten Methode.

Jüngstes Stadium Ia, b. (Fig. 1, 3.)

Bei diesem jüngsten Stadium, das mir zur Verfügung stand, lässt sich die allererste Anlage der Augenmuskulatur mit den zugehörigen Nerven bereits deutlich erkennen. Von den sechs Exemplaren derselben Tracht benutzte ich zur vorliegenden Untersuchung zwei, die sich in nichts von einander unterschieden; eins derselben wurde in Sagittalschnitte zerlegt, das zweite in Schnitte, parallel zum Dache des Hinterhirns. Die Embryonen stehen ungefähr auf derselben Entwickelungsstufe, wie Keibels Stadium Nr. 64 mit einem Alter von 22 Tagen.

Die grösste Länge der Embryonen betrug 10 mm; die Stirn-Scheitellänge 4 mm und die Nackenlänge 6 mm. Der Embryo ist stark gekrümmt, und die Körperform lässt noch eine schwache Spiraldrehung erkennen. Die Zahl der äusserlich kenntlichen Urwirbel beträgt etwa 36.

Eine Kaumuskelanlage ist noch nicht zu erkennen. Überhaupt ist von der Muskulatur des Vorderkopfes noch nichts weiter angelegt als die Augenmuskulatur. Dieselbe besteht in dieser Zeit aus einem Konglomerat blasser, grosskerniger, protoplasmaarmer, spindelförmiger, eng zusammengelagerter Bildungszellen, die sich deutlich aus dem die Gehirnbläschen umgebenden weitmaschigen, relativ zellenarmen Mesenchym abheben (Fig. 2). Der Zellhaufen liegt in der Gegend, wo der Augenblasenstiel das

Gehirn verlässt, seitlich neben der Chorda dorsalis und medial vom Trigeminusganglion, zwischen Carotis interna und Vena jugularis eingeschlossen. In Bezug auf die Augenblase liegt er schräg hinter und oberhalb derselben (Fig. 1 und 2). Er hat die Form eines gestielten Halbmondes, resp. eines Y, dessen Schenkel einen Kreisbogen bilden. Der Stiel ist medianwärts und nach hinten parallel zum Boden des Hinterhirns gerichtet und wird vom N. abducens fortgesetzt, welcher ziemlich gerade, horizontal nach hinten verläuft bis zu seiner Ursprungsstelle am Boden des vierten Ventrikels. Der Nerv ist in diesem Stadium noch sehr dünn und centralwärts bedeutend schwächer als in der Peripherie. An seiner Ursprungsstelle scheinen in breiter Ausdehnung dunkle Rundzellen zugleich mit seinen Fasern die Gehirnwand zu verlassen.

Die beiden Schenkel der Muskulaturanlage umfassen nach vorn und unten zu halbmondförmig den Stiel der Augenblase.

Der N. oculomotorius entspringt aus der ventralen Zone des Mittelhirns mit einzelnen Fasern, die sich in Form eines Pinsels zum Nervenbündel vereinigen; er tritt, von vorn und oben kommend am Ansatzpunkt der Schenkel in die Muskelanlage ein, um dieselbe durchsetzend in dem unteren Schenkel zu endigen. Seine Fasern verlieren sich zwischen den dicht aneinandergelagerten Keimzellen, ohne dass man ihre Endigung mit Bestimmtheit nachzuweisen vermöchte.

Der N. trochlearis erreicht in diesem Stadium die Muskulatur noch nicht. Es finden sich von ihm nur wenige Fasern, da wo Mittelhirn und Hinterhirn zusammenstossen; dieselben schlagen die Richtung gegen das Auge ein, und endigen nach kurzem Verlauf frei in dem mittleren Keimblatt (Fig. 1).

Die Muskulaturanlage ist mit ihrem Stiel am schärfsten als dichtes Zellkonglomerat vom umliegenden helleren Mesenchym abzugrenzen, nach vorn hingegen werden die Grenzen der beiden

Schenkel völlig verwischt, und gehen ganz unmerklich in das den Augenstiel umgebende Zellgewebe über.

Man darf wohl annehmen, dass der scharf abgegrenzte, hinten liegende Teil, in welchem der N. abducens endigt, als Anlage des M. rectus lateralis anzusehen ist, während die beiden Schenkel, welche der Nervus oculomotorius innerviert, die übrigen M. recti und den M. obliquus inferior zu bilden bestimmt sind.

Bemerkenswert ist, dass die beiden genannten Anlagen, da wo sie zusammentreffen, d. h. wo der Stiel mit den Schenkeln sich vereinigt, an der Eintrittsstelle des N. oculomotorius, eine deutliche Einschnürung zeigen, wenngleich eine völlige Trennung durchaus nicht scharf erkennbar ist.

Ein nach den vorhandenen Sagittalschnitten angefertigtes Plattenmodell mag die topographischen Verhältnisse dieser ersten Augenmuskelanlage noch besser veranschaulichen (Fig. 1).

Dasselbe zeigt, dass im Gegensatz zu den später zu beschreibenden Stadien die Äste des Trigeminus noch in keine Beziehung zur Augenmuskulatur treten, und dass auch von einer Anlage des Ganglion ciliare, wie eine genaue Durchmusterung der Serienschnitte beweist, nichts zu sehen ist.

Kurz gesagt, besteht die erste Augenmuskelanlage aus einem dichten, nach hinten scharf, nach vorn sehr undeutlich abgrenzbaren Zellkomplex von der beschriebenen Form. Die Bestimmung seiner einzelnen Teile lässt sich nur aus der Lage der zugehörigen Nerven schliessen, und es ist noch nichts von der Richtung resp. dem Ursprung und Ansatz der einzelnen Augenmuskeln zu erkennen. Ein Zusammenhang oder eine Entwickelung aus einer anderen Muskulaturanlage des Kopfes kann nicht nachgewiesen werden, da eine solche noch nicht vorhanden ist.

Die Anlage des M. rectus externus dürfte vielleicht als die älteste anzusehen sein, weil sie in diesem Stadium am dichtesten und gegen ihre Umgebung am schärfsten abgegrenzt ist.

Als die nächste folgt ihr die Anlage der übrigen M. recti und des M. obliquus inferior, in Gestalt der beiden beschriebenen Schenkel, während von einer Anlage des M. obliquus superior hier noch nicht gesprochen werden kann, weil die Innervation fehlt.

Zweites Stadium, II a, b. (Fig. 3, 4.)

Das zweite Stadium, welches Keibels Fig. 65 entspricht, habe ich bereits bei meinen Untersuchungen über die Entwickelung der Kaumuskulatur benutzt. Deshalb dürfte hier eine genauere Beschreibung des Entwickelungszustandes unnötig sein, und es seien nur einige kurze Daten angegeben.

Die Länge der Embryonen betrug vom Nacken bis zum Steiss 12 mm, vom Scheitel bis zum Steiss 13 mm, vom Stirnfortsatz bis zur Schwanzspitze in Krümmung 36 mm.

Der Körper ist weit mehr gestreckt, als beim vorhergehenden Stadium, von einer Achsendrehung ist nichts mehr vorhanden, und die Schwanzspitze ist bedeutend weiter vom Scheitel entfernt.

Von der Muskulatur des Vorderkopfes ist auch hier noch nichts weiter zu erkennen als die Bildung der Augenmuskeln. Speziell von der Kaumuskelanlage ist noch keine Spur vorhanden.

Die Augenmuskulatur hat sich gegenüber dem vorigen Stadium wesentlich verändert.

Was die histologische Struktur anbetrifft, so haben die Zellkerne das grossblasige, matte Aussehen verloren, sie sind, dunkler gefärbt, von den langgestreckten massigen Protoplasmazügen deutlich abzugrenzen. Die Zellen haben sich noch dichter zusammengruppiert, und schlagen zum grössten Teil die Richtung gegen die Augenblase ein. Der N. opticus wird nunmehr in der Gegend, wo die beiden Schenkel der Muskelanlage zusammentreffen, von der letzteren ganz und gar becherförmig umschlossen.

Dieselbe hat ihren langen Stiel verloren, der durch die Vena jugularis kurz nach vorn zusammengedrängt ist (Fig. 3). Dafür sind die beiden Schenkel kräftiger und deutlicher abzugrenzen, sie haben lateralwärts gegen den Augapfel hin an Masse zugenommen, so dass sie jetzt bis in die Gegend des Trigeminusganglion reichen. Hier wird vom oberen Schenkel durch den nach vorn verlaufenden ersten Ast des Quintus ein Stück abgeschnitten. Der Nerv hat sich in zwei Äste, den N. ethmoidalis und N. infratrochlearis geteilt.

Entsprechend den Verhältnissen beim ausgebildeten Tier geht der N. nasolacrymalis unter dem M. rectus superior und M. obliquus superior hindurch zur Nasengegend, so dass wir den hier oberhalb dieses Nerven abgeschnitten liegenden Zellenkomplex als Bildungsstätte des M. rectus superior und M. obliquus superior anzusehen hätten (Fig. 3).

Das letztere wird noch durch die Endigung des nunmehr in seinem ganzen Verlauf entwickelten N. trochlearis bestätigt.

Dieser Nerv, dessen Ursprung im vorhergehenden Stadium eben kaum zu erkennen war, erreicht jetzt den äussersten oberen Schenkel der Muskulaturanlage, um in derselben zu endigen. Gegenüber den kräftiger gewordenen N. N. oculomotorius und abducens ist er noch relativ dünn. Er kommt fast senkrecht von oben und kreuzt nicht weit von seinem Ende den Verlauf des von vorn und oben kommenden N. oculomotorius. Auch nach vorn zur Stirngegend hin hat sich die Muskulatur da, wo sie am Scheitelpunkt der beiden Schenkel den Sehnerven umschliesst, verbreitert und einen Auswuchs erzeugt, den wir seiner Lokalisation nach als späteren M. rectus medialis auffassen müssen.

Der untere Schenkel zeigt an seinem Ende eine kolbige Verdickung, welche bis zur epithelialen ersten Anlage des Ductus nasolacrymalis reicht, so dass also dieser Zellkomplex als Bildungsstätte des M. obliquus inferior aufzufassen wäre.

Als Resultat der fortschreitenden Entwickelung bei diesem Stadium müssen wir demnach an erster Stelle die Innervation des M. obliquus superior betrachten. Derselbe liegt als der äusserste Teil des oberen Schenkels, entsprechend der Lage des M. obliquus inferior am unteren Schenkel, am weitesten nach vorn von der Ursprungsstelle entfernt, während der im ersten Stadium relativ weit nach hinten liegende Zellkomplex des M. rectus externus jetzt näher an den N. opticus herangedrängt ist und um denselben im Verein mit der gemeinsamen Anlage des M. rectus inferior, superior und medialis einen geschlossenen Ring bildet (Fig. 2, 3).

Die gesammten Muskeln hängen in der Gegend ihres ersten Auftretens, wo Stiel, oberer und unterer Schenkel ihrer primitiven Anlage sich vereinigen und die zugehörigen Nerven empfangen, als ein untrennbares Ganze mit einander zusammen. Dagegen sind sie lateralwärts zur Augenblase hin durch weitmaschigeres Bindegewebe von einander getrennt und umgreifen gleichsam wie die Kelchblätter einer Knospe den Augapfel, in dessen Skleralhülle sie ganz unmerklich übergehen.

Was endlich die Endigung der drei motorischen Nerven in der Muskulaturanlage anbetrifft, so lässt sich darüber auch bei diesem Stadium noch nichts genaueres angeben, da ihre einzelnen Fasern mit ihren letzten Ausläufern zwischen den Bildungszellen unmerklich zu verschwinden scheinen.

Drittes Stadium, III a, b. (Fig. 5.)

Die Länge der Embryonen, von denen frontale wie Sagittalschnittserien angefertigt wurden, betrug vom Nacken bis zum Steiss 14 mm, vom Stirnhöcker bis zum Steiss 16 mm. Dieses Stadium entspricht im wesentlichen Keibels Fig. 66.

Die Körperform zeigt die nahezu vollendete Streckung des Rumpfes; die Zahl der Urwirbel ist nicht mehr deutlich zu be-

stimmen. In den Extremitäten sieht man bereits Muskulaturanlagen. Die erste Kaumuskelanlage ist vorhanden, und die Augenmuskeln haben sich gegenüber dem vorigen Stadium sehr viel weiter entwickelt.

Als erster hat sich der M. obliquus superior in seiner ganzen Anlage vom übrigen Muskelkomplex definitiv getrennt, durch dazwischen gewachsenes gefässreiches Bindegewebe. Ebenso nimmt der M. obliquus inferior jetzt einen gesonderten Verlauf. Er war, wie vorher beschrieben, ursprünglich als eine kolbige Verdickung am Ende des unteren Schenkels der primitiven Muskulaturanlage gebildet und erstreckt sich jetzt von hier, von seinem Ansatzpunkte, nach innen zum Ende des Thränennasenganges, wo er in der Gegend der Bildungsstätte des knorpeligen Os ethmoideum seine Insertion findet.

Die gesamten Mm. recti hängen noch alle ungetrennt in der Orbita zusammen. In der Gegend der Vereinigung des Opticus mit dem Bulbus beginnen die einzelnen Muskeln sich von einander zu trennen und gehen in ihre Sehnen über, welche etwa bis zur Umschlagsstelle der Conjunctiva reichen und hier glatt im Bindegewebe sich verlieren.

Bedeutend klarer tritt jetzt auch die Struktur der Muskeln hervor. Deutliche, mit Eosin leicht färbbare Faserzüge haben sich zwischen den allerdings noch sehr zahlreichen Bildungszellen eingelagert. Auch das Sehnengewebe ist als solches scharf charakterisiert. Es besteht aus bedeutend feineren Fasern und zeichnet sich durch seine Armut an Zellkernen vor den Muskeln aus. Die Fasern der letzteren lassen eine Querstreifung nicht erkennen.

Die N.N. trochlearis und abducens weisen keine Besonderheiten auf, hingegen zeichnet sich der N. oculomotorius dadurch aus, dass er sich in seine Endäste zur Versorgung der einzelnen Muskeln zu teilen beginnt, und dass an dieser Teilungsstelle und

weiterhin im Verlauf des langen zum M. obliquus inferior gehenden Astes dicht gelagerte, durch dunkle Färbung deutlich hervortretende Zellen sichtbar werden, welche wir als erste Bildung eines Ganglion anzusehen haben. Diese Zellen liegen zum geringeren Teil in der Bahn des Nerven selbst, die Mehrzahl liegt ihm dicht an, und man erhält bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck, als seien sie von aussen an den Nerven herangeschoben. Sie gleichen in Form und Färbung den Zellen des ebenfalls jetzt auftretenden Ganglion linguale und sphenopalatinum, sowie den bei diesem Stadium allgemein in Bildung begriffenen Zellen des Grenzstranges des Sympathicus. Einen Zusammenhang mit dem letzteren konnte ich allerdings nicht auffinden.

Die Äste des Trigeminus sind grösstenteils vorhanden, und man erkennt jetzt deutlich den N. frontalis, supra-, infratrochlearis, ethmoidalis und lacrymalis. Eine Vereinigungsschlinge von N. supra- und infratrochlearis fehlt. Endlich zieht sich ein feiner eben erkennbarer Nervenzweig, welcher unmittelbar an dem Austrittswinkel zwischen ersten und zweiten Ast des V entspringt, direkt nach unten um die Aussenseite des M. rectus externus zum vorhin beschriebenen Ganglion. Es stellt dieser Nerv ohne Frage die Radix longa des Trigeminus dar, denn eine andere Verbindung zwischen einem Ganglion ciliare und dem Trigeminus ist weder hier noch am ausgebildeten Tier (vergl. unten) zu erkennen.

Die Ganglienzellen der Oculomotoriusbahn sieht man noch weit schöner an einem etwas älteren Embryo von 18 mm Länge, welcher mit Keibels Nr. 68 völlig identisch ist (Fig. 5).

Viertes Stadium, IV.

Bei diesem (4.) Stadium, das äusserlich durch seine deutlich entwickelten Mammae charakterisiert ist, hat sich das Knorpelskelett durch Ablagerung von Zwischensubstanz scharf markiert,

und man kann nunmehr den Ursprung der Augenmuskeln an der knorpeligen Schädelbasis aufs schönste erkennen.

Sie entspringen mit ihren Fasern am Perichondrium. Die Mm. recti kommen gemeinschaftlich vom Foramen opticum. Etwas mehr nach innen entspringt von der vorderen kleinen Keilbeinwurzel der M. obliquus superior.

Seine Endsehne macht bereits jetzt einen Bogen von innen nach aussen und verdickt sich an dieser Stelle durch zunehmende Anlagerung von Bindegewebe zur späteren Trochlea.

Fünftes Stadium. (Fig. 6.)

Diese Embryonen wurden, abweichend von den vorher beschriebenen, in Pikrinschwefelsäure fixiert, erfuhren im übrigen aber dieselbe Behandlung. Schnittdicke 25 μ. Ihre Länge betrug vom Nacken bis zum Steiss 25 mm und sie sind vielleicht etwas jünger als Keibels Figur 69. Das Knorpelskelett steht im Stadium vollster Ausbildung, und es finden sich an einzelnen Stellen (Unterkiefer) bereits die ersten Ossifikationspunkte der Belegknochen vor.

Bei diesem Stadium beginnt die Bildung des Mm. retractor bulbi erkennbar zu werden. Dieser Muskel entsteht aus dem inneren Mantel des Augenmuskelkelches durch Abspaltung von vorn nach hinten. Im Grunde der Orbita hängt er noch mit den Mm. recti zusammen. Auch der M. rectus lateralis giebt seinen Tribut von Fasern an ihn ab, und er empfängt sowohl vom N. abducens wie vom oculomotorius seine Zweige. Der M. retractor ist demnach eine relativ späte Acquisition, aber selbst zur Zeit der Bildung dieses Muskels ist vom M. levator palpebrae noch keine Spur zu finden. Das zu diesem Stadium angefertigte Plattenmodell erläutert diese Verhältnisse ziemlich deutlich (Fig. 6).

Neben den im Verlauf des N. oculomotorius beschriebenen Ganglienzellen tritt jetzt auf wenigen Schnitten ein kleiner Haufen

1

VI
Vena jugul
Gehorbl
V 2
Augenmuskelan
Gangl Gasseri
V 1

Gehirn
Ob Schenkel
d Muskelanl
Auge
N oculomot
N abducens
Vena jugul

4

Gehirn
II
M rect inf u obl inf
(Unt Schenkel)
M rectus lat
Stiel

zum M obl inf

Linse
N optic.
M rectus inf
M rectus laterat
N oculomot
M retractor bulbi

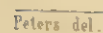
8

Auge
Muskelanl
(Unt Schenkel)
Vena jugul
Stiel der Muskelanl
Vena jugul
Chorda dors
Art carot int
V 3
V 2

N abduc
M rect lat
M retractor bulb.
N opt cus
Auge

7

Vord Keilbeinanl
M obl sup
M rect med
N optic



ähnlicher Zellen hervor, welcher auf der unteren Seite des N. opticus zu liegen und mit den vorhin beschriebenen zusammenzuhängen scheint.

Embryonen von ca. 7—22 cm Länge. (Fig. 6, 7, 8.)

Ein Stadium, welches etwa Keibels Nr. 70 entspricht, dessen Länge von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzspitze in Krümmung 7,5 cm, vom Scheitel bis zum Steiss in gerader Linie 4 cm beträgt, lässt erkennen, dass die Abspaltung des M. retractor bulbi von den Mm. recti bis zur Mitte der Orbita vorgeschritten ist, hier bildet der Muskel auf Querschnitten einen um den Sehnerven geschlossenen Ring.

Am Bulbus inseriert er mit drei Zacken im periskleralen Gewebe. Sein Ursprung wird ebenfalls von drei Zacken gebildet. Ein äusserer hinterer wird von einem Ast des N. abducens versorgt. Er entspringt an der hinteren Keilbeinwurzel, resp. an der vorderen Fläche der Sella turcica, tritt durch die Fissura orbitalis superior in die Orbita und trifft hier mit den beiden vorderen Zacken zusammen, welche je von dem oberen und unteren Rande des Foramen opticum entspringen. Sehr schön sieht man diese Verhältnisse an Horizontalschnitten durch die Schädelbasis eines etwa gleichalterigen Stadiums in Fig. 7.

Auch der Ursprung des M. obliquus superior an der vorderen kleinen Keilbeinwurzel ist an einem dieser Schnitte recht schön zu sehen (Fig. 8).

Die beiden im Vorhergehenden beschriebenen Anhäufungen von Ganglienzellen sind bedeutend gewachsen, sind mit einander verschmolzen und durch Vermittelung des N. oculomotorius auch mit der vorhin beschriebenen selbständigen Trigeminuswurzel verbunden.

Ich möchte das Ganze der Kürze halber nunmehr als Ganglion ciliare bezeichnen. Dasselbe vergrössert sich im Laufe der

Entwickelung noch bedeutend, und auf Sagittalschnitten von etwa 10 cm langen Föten sieht man, wie es dem N. opticus an seiner unteren Fläche anliegt, in einer Lücke zwischen hinterer und unterer Zacke des M. retractor bulbi.

Die Muskelentwickelung zeigt hier ausser der völligen Abspaltung des M. retractor bulbi nichts wesentlich Neues. Das Bindegewebe der Orbita beginnt sich zu vermehren und die vorhandenen Lücken auszufüllen, es bildet das spätere Fett der Orbita.

Die Thränendrüsen sind bereits angelegt und innerviert; die äussere vom N. lacrymalis und die innere von verschiedenen aus dem Ganglion sphenopalatinum kommenden Nervenfasern. Die makroskopische Präparation an 220 mm langen Embryonen ergab im wesentlichen dieselben Verhältnisse wie die Serienschnitte.

Durch das Auftreten des M. levator palpebrae ist nunmehr die Entwickelung der Muskulatur beendet. Der Muskel stellt sich dar als eine Zacke des M. rectus superior, an dessen innerer Kante er liegt und an dessen Ursprungssehne er beginnt. Nach vorn hin überdeckt er mit seiner breiten Sehne den genannten Muskel und endigt damit in dem oberen Augenlid. Seine Entwickelung ist demnach eine relativ sehr späte und findet in derselben Weise wie beim M. retractor bulbi durch Abspaltung vermittelst des einwachsenden Bindegewebes statt.

Das Ganglion ciliare findet sich an der bewussten Stelle als stecknadelkopfgrosses, dreiseitiges Knötchen, es sendet einzelne Fasern in die Scheide des Opticus zum Bulbus empor und ist jetzt mit dem N. oculomotorius durch ein breites Geflecht feiner Nervenfasern verbunden, welche aus demselben, kurz nach Abgabe der Äste für die Mm. recti, aus einer kleinen, an der Teilungsstelle befindlichen Anschwellung austreten. In diese Anschwellung mündet von der entgegengesetzten (Aussen-) Seite wiederum ein gleiches Geflecht von Fasern aus der bekannten Trigeminuswurzel ein.

Die gesammten im Vorhergehenden gefundenen Thatsachen werden endlich durch die Präparation der Orbita des ausgebildeten Tieres bestätigt resp. erweitert.

Bei ihm findet die Teilung des V in seinen ersten und zweiten Ast erst nach dem Austritt aus der Schädelhöhle statt. Am Dache der Orbita verläuft der aus dem gemeinschaftlichen Stamm austretende N. supra-orbitalis mit seinen Ästen, dem N. frontalis und supra-trochlearis. Ferner liegen nach aussen zu die Zweige des N. lacrymalis mit verschiedenen, teils selbständigen, teils von ihm sich abzweigenden Hautästen.

Unter dem M. rectus superior und obliquus superior hindurch nach innen verläuft der N. nasolacrymalis mit seinen Endästen, dem N. ethmoidalis und infratrochlearis, welch letzterer mit dem supratrochlearis in keiner Verbindung steht. Ein feiner Ast des N. intratrochlearis geht zur Plica semilunaris und dieselbe durchbohrend zu einer kleinen von ihr überdeckten inneren Thränendrüse, während die grössere von dieser zu unterscheidende mediale Thränendrüse aus dem Ganglion sphenopalatinum versorgt wird. Ein kleiner selbständiger Ast aus dem V verläuft mit dem N. trochlearis verbunden zum M. obliquus superior, in welchem er endigt. Auch der N. oculomotorius bekommt von ihm ein feines Ästchen mit zum M. rectus superior.

Auf der unteren Fläche erkennt man, nachdem der M. rectus inferior an seinem Ansatz durchtrennt und zurückgeschlagen ist, den Verlauf des N. oculomotorius zum M. obliquus inferior. Es zeigt sich die Verbindung dieses Nerven mit dem Ganglion ciliare und der Trigeminuswurzel durch das erwähnte Nervengeflecht. Am Trennungswinkel zwischen ersten und zweiten Ast des V tritt der letztgenannte Nerv aus, und kurz nach ihm folgt, vom V, 2 ausgehend, der N. infra-orbitalis, welcher beim Schwein am Boden der Orbita frei nach vorn zur Haut verläuft.

Die Augenmuskeln stellen, nach dem Vorstehenden, zweifellos die älteste Muskulaturanlage des Säugetierkopfes dar. Irgendwelche Beziehungen zwischen ihnen und der Entwickelung der Kaumuskeln fehlen völlig, da die Uranlage der ersteren viel eher vorhanden ist, und in späterer Zeit beide durch dazwischenliegende Organe völlig getrennt sind. Von der Bildung eines muskulösen Primitivorganes, Ursegmentes etc., ist im ganzen Bereiche des Vorderkopfes nichts zu erkennen.

Die Augenmuskeln müssen also auch als eine völlig unabhängige, nur mit ihren Nerven in Verbindung stehende Bildung betrachtet werden, welche als Anhäufung von morphologisch ursprünglich indifferenten Keimzellen aus dem Mesenchym hervorgeht.

In zwei Punkten dürfte ihr Entwickelungsvorgang noch unser besonderes Interesse in Anspruch nehmen.

Einmal wandert die Anlage der Augenmuskeln zweifellos von hinten nach vorn, von innen nach aussen zum Sehnerven hin, eine Thatsache, die sich durch das nach vorn Gedrängtwerden des Stieles der Anlage und das Umgriffenwerden des N. opticus von seiten der beiden Schenkel deutlich an Stadium I und II konstatieren lässt (Fig. 2, 3). Zweitens aber können wir den einzelnen von ihren jeweiligen Nerven versorgten Abschnitten insofern eine gewisse Selbständigkeit nicht absprechen, als wir beobachtet haben, dass sich die Anlage des M. obliquus superior mit ihrem N. trochlearis später entwickelt als die Anlage der übrigen Augenmuskeln, und dass selbst die Anlage des M. rectus lateralis bei Stadium I durch eine kaum noch erkennbare Einschnürung eine gewisse vielleicht auch zeitliche Unabhängigkeit vermuten lässt.

Van Wyhe (2), giebt für die Selachier an, dass sich deren Augenmuskeln aus drei Myotomen entwickeln. Entsprechend ihrer Innervation entstehen aus dem ersten Myotom die Mm.

recti superior, inferior, medialis und der M. obliquus inferior. Aus dem zweiten geht der M. obliquus superior und die Kaumuskeln und aus dem dritten allein der M. rectus externus hervor.

Auch v. Kupffers (3) Angaben über die Entwickelung der Augenmuskeln bei Ammocoetes fordern zu einem Vergleich auf. Er sagt unter anderem: „Es hat sich ergeben, dass zwei Gruppen der Augenmuskulatur, die obere und untere, aus dem subcerebralen Teile des Trabekularbogens entstehen, und dass dieser Teil schon zwei das Auge kapselartig umgreifende Leisten entwickelt, die den beiden Gruppen entsprechen. Eine hintere Gruppe dagegen entsteht als ein Teil der Muskulatur des Velum im Zusammenhange mit einem Muskel, den man nach seinem Verlauf als einen Heber des Velum bezeichnen hönnte.“

Es dürfte wohl gerechtfertigt sein, eine Identität zwischen den drei beim Schwein vorhandenen Schenkeln und obigen drei Anlagen zu vermuten.

Auch Rabls (4) Beschreibung erinnert an die Bilder von Stadium I und II, wenn er sagt: „Endlich erstreckt sich vom Vorderende des proximalen Mesoderms schon sehr frühzeitig ein auf dem Sagittalschnitt sichelförmiger Fortsatz nach vorn, der den Stiel der primären Augenblase von hinten und unten umgreift etc.“

Weit mehr als das Thema dieser Arbeit verlangt, habe ich bei meinen Untersuchungen der Entwickelung des Ganglion ciliare Beachtung schenken müssen.

In der primitiven Form, in welcher die Anlage der Augenmuskeln zuerst in Erscheinung tritt, machte es mir zunächst Schwierigkeiten die Muskulaturanlage als solche zu identifizieren, zumal ich durch die von His (7) gegebene Abbildung des Ganglion ciliare bei einem entsprechenden Stadium vom Menschen, verleitet wurde, das Ganglion ciliare an falscher Stelle zu suchen und mit der ersten Anlage des M. obliquus superior zu verwechseln.

Erst die genaue Durchsicht einer grösseren Anzahl von Serien besonders älterer Embryonen lehrte mich, dass in Stadium I und II ein Ganglion ciliare noch nicht vorhanden und dasselbe später und an anderer Stelle zu suchen sei.

Die Beschreibung, welche Dixon (5) von diesem Hisschen Ganglion ciliare giebt, legt mir nach meinen Erfahrungen den Verdacht nahe, dass es sich auch bei ihm um eine Verwechselung des Ganglion ciliare mit der Anlage des M. obliquus superior handeln könnte. Ich möchte daher die seiner Beschreibung hinzugefügte Vermutung noch bekräftigen, worin er sagt:

„I was at first inclined, to believe, that this aggregation of nuclei, from its relation to the fourth nerve, represented a very early stage in the development of the superior oblique muscle of at the eyeball.“

Dies „early stage of development“ ist eben der obere Schenkel der primitiven Augenmuskelanlage und wird als solcher durch den ersten Ast des V von der übrigen Masse getrennt. Dass dabei dieser Nerv, der zunächst sein Endorgan noch nicht erreicht, blind zwischen den Zellen endigt, die ihn ungleichmässig und ohne scharfe Umgrenzung, entsprechend Dixons Beschreibung, umgeben, stimmt mit der Beobachtung bei Stadium II genau überein.

Erst bei Stadium III konnte ich die Entstehung eines Ganglion in der Bahn des Oculomotorius wahrnehmen. Es ist bedeutend kleiner als dasjenige, welches His abbildet und besteht nur aus sehr wenigen Zellen. Kein anderer der in Frage kommenden Nerven, speziell nicht der erste Ast des V besitzt in dieser Zeit ein Ganglion.

Das Ganglion ciliare ist hier bei seiner Entstehung vom N. frontalis sowohl wie vom naso-lacrymalis völlig unabhängig und tritt einzig und allein zum N. oculomotorius in innigere Beziehung, durch dessen Vermittelung es auch mit dem

V kommuniziert. Es entsteht beim Schweine so spät, dass es als aussichtslos erscheinen dürfte, dasselbe, wie dies von His (9) beim Hühnchen und beim Menschen geschehen ist, zum Zwischenstrang und zum Ganglion Gasseri genetisch in irgendwelche Beziehung zu bringen.

Der einzige hier in Frage kommende Nerv wäre der N. oculomotorius, und selbst bei ihm lässt sich über die Herkunft der Ganglienzellen so gut wie nichts aussagen, da sie zum Teil innerhalb, zum Teil ausserhalb seiner Bahn selbständig zu entstehen scheinen. Ich möchte hierbei nur kurz auf die Untersuchungen von Schwalbe (10) und Beard (11) verweisen, die in manchen Punkten meinen Beobachtungen entsprechen. Ein weiteres Eingehen auf die Entwickelung des Ganglion ciliare ist hier nicht beabsichtigt.

Soviel über die Entstehung und Charakteristik der ersten Augenmuskelanlage. Ihre weitere Entwickelung zeigt nunmehr nicht viel Besonderheiten. Nachdem der obere Schenkel durch den N. nasolacrymalis abgeschnitten und damit als Anlage des M. obliquus superior und Rectus superior charakterisiert ist, beginnt die weitere Differenzierung, welche mit der Abspaltung des inneren Kegelmantels als des sekundär entstehenden M. retractor bulbi und des noch viel später in gleicher Weise gebildeten M. levator palpebrae ihren Abschluss findet.

Bei menschlichen Embryonen aus dem dritten und vierten Monat hat von Ammon (12) die Entwickelung der Augenmuskeln makroskopisch untersucht. Nach ihm hängen dieselben zu dieser Zeit im hintersten Teil der Orbita noch in der Form eines Grundmuskels zusammen und es liegen die Insertionen der Muskeln am hinteren Drittel des Bulbus. Im vierten Monat haben sie schon sehnige Ansätze und bestehen zu dieser Zeit aus „schön vollendeten Primitivröhren“.

Dass die mikroskopische Untersuchung diese Beobachtungen schon an weit jüngeren Stadien zu machen erlaubt, dürfte aus der Betrachtung der Serienschnitte hervorgehen.

Es bleibt mir nun endlich noch übrig, die wesentlichen Punkte in der Entwickelung der Augenmuskulatur in Kürze zusammenzufassen.

1. Die allererste Anlage der Augenmuskeln findet sich unterhalb des Bodens des Hinterhirns, medial vom Trigeminusganglion, zwischen Vena jugularis und Carotis interna eingeschlossen.

2. Sie hat die Form einer gestielten Sichel und umgreift mit den beiden nach vorn gerichteten Schenkeln den Augenstiel, während der dritte hintere Schenkel vom N. abducens fortgesetzt wird. Die Spitze des oberen Schenkels bildet sich mit ihrem Nerven, dem N. trochlearis, am spätesten aus.

3. Die Muskulaturanlage wandert nach vorn gegen den N. opticus hin und verliert ihren hinteren Schenkel, welcher von der Vena jugularis nach vorn zusammengedrängt wird. Die beiden noch vorhandenen Schenkel schliessen sich zu einem Ring und das Ganze umgiebt jetzt becherförmig die Augenanlage.

4. Der kelchförmige Muskelkomplex streckt nunmehr blätterartig seine Ausläufer zum Bulbus hin, die den einzelnen Muskeln entsprechen.

5. Auf diese Weise werden zuerst Mm. recti und obliqui gebildet.

6. Die Trennung der einzelnen Muskeln schreitet vom Bulbus gegen den Grund der Orbita hin fort, indem das zwischen den einzelnen Ausläufern befindliche Bindegewebe trennend in die Muskelmasse hineinwächst.

7. Noch ehe dies vollkommen geschehen ist, spaltet sich sekundär von den Mm. recti der innere Mantel des Kelches ab und wird zum M. retractor bulbi.

8. Durch Abspaltung am medialen Rande des M. rectus superior entsteht der M. levator palpebrae zuletzt von allen Augenmuskeln, deren Entwickelung damit einen gewissen Abschluss erhält.

An dieser Stelle darf ich wiederum der angenehmen Pflicht genügen, Herrn Professor Merkel sowie Herrn Professor Kallius für die mir jederzeit in so liebenswürdiger Weise geleistete Hülfe und Beistand meinen aufrichtigsten Dank zu sagen.

Litteraturverzeichnis.

1. F. Keibel, Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweines. II. Morphol. Arbeiten, herausg. von Schwalbe, Bd. V. 1895.
2. Van Wjhe, Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandl. d. Kon. Akad. van Wetensh. 1883.
3. C. v. Kupffer, Studien zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. Heft II München 1894.
4. C. Rabl, Theorie des Mesoderms, I. Morphol. Jahrbuch, XV. 1889.
5. Fr. Dixon, On the development of the branches of the fifth cranial nerve in man. Scientific transactions of the Royal Dublin Society. Vol. VI, Ser. II. 1896.
6. W. His, Geschichte des Gehirns sowie der centralen und peripherischen Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Abhandl. der Königl. Sächs. Ges. d. Wissensch., Bd. XIV. 1888.
7. Derselbe, „Die ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo“ und „Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven“. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abteilung, Heft VI, pag. 447. 1887.
8. Derselbe, Anatomie menschlicher Embryonen.
9. Derselbe, Über die Anfänge des peripherischen Nervensystemes. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt., V, VI. 1879.
10. G. Schwalbe, „Das Ganglion oculomotorii“. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. XIII. 1879.
11. Beard, The Ciliary or Motor oculi Ganglion, and the Ganglion of the Ophthalmicus Profundus in Shorks. Anat. Anzeiger. 1887.
12. Dr. v. Ammon, Die Entwickelungsgeschichte des menschlichen Auges. v. Graefes Arch. f. Ophthalmol., Bd. IV, Abt. 1. 1879.
13. Prof. Manz in Freiburg, Entwickelungsgeschichte des menschlichen Auges. Handb. der ges. Augenheilk. von Graefe u. Saemisch, Bd. 1, Tl. 2. 1876.

Erklärung der Abbildungen.

Figur 1. Plattenmodell n. Sagittalschnitten von Stadium I, um die topographischen Verhältnisse der ersten Augenmuskelanlage zu veranschaulichen. Das Ganglion V und die Vena jugul. sind transparent gezeichnet.

Figur 2. Frontalschnitte von Stad. I, erste Anlage der Augenmuskeln. Die rechtsseitige Figur (2, b) ist um 3 Schnitte weiter nach hinten gelegen. (I a, 3. No. 20, 23.)

Figur 3. Frontalschnitt von Stad. II. Die Augenmuskeln nach vorn gerückt. (II a. 3 No. 13.)

Figur 4. Sagittalschnitt von Stad. II (II b. 3 No. 21). N. nasolacrymalis und seine Beziehung zur Augenmuskelanlage.

Figur 5. Ganglion ciliare in der Bahn des N. oculomotorius (IV. 6 No. 8).

Figur 6. Rekonstruktion des Auges mit seinen Muskeln. (Abspaltung des M. retractor bulbi.)

Figur 7. Horizontalschnitt der Schädelbasis (IX. No. 17). Ursprung des M. retractor bulbi.

Figur 8. dto. M. obliquus superior (IX. No. 5.)

DIE

ENTWICKELUNG DER KEHLKOPFKNORPEL

BEI

EINIGEN UNSERER

EINHEIMISCHEN ANUREN AMPHIBIEN.

VON

MAX MÄRTENS,
GÖTTINGEN.

Mit 8 Figuren auf Tafel XXIX.

Den Versuch, das in seinem Aufbau komplizierte Knorpelgerüst im Kehlkopf der schwanzlosen Amphibien auf die einfacheren Formen, welche uns die geschwänzten Lurche einerdie Schlangen andererseits darbieten, zurückzuführen, hat zuerst Henle in seiner vergleichend anatomischen Beschreibung des Kehlkopfes gemacht. Die Deutung der den Eingang zur Stimmlade stützenden Knorpelstücke, die bei den Batrachiern fast die Hauptmasse des Kehlkopfskelettes ausmachen, als Cartilagines arytaenoideae bot keine Schwierigkeiten. Die den Cartilagines laryngotracheales der Urodelen und Reptilien entsprechenden Teile sah Henle in zwei langen und schmalen Knorpelstäben, die bei den ausgewachsenen Anuren von dem Ringknorpel aus in die Seiten- und Ventralwand der Stimmlade schwanzwärts vordringen, bald nur die Lungenwurzel eben erreichend, bald unter Verbreiterung zu einer Platte noch eine Strecke weit in die Lungenwand selbst übergehend. Der Ringknorpel entwickelt sich nach Henle aus diesen Cartill. laryngotracheales in der Weise, dass ihr Cranialende ventral- und dorsalwärts je einen Querfortsatz treibt, der sich schliesslich mit dem entsprechenden der anderen Seite verbindet. Henle verfolgte diesen Entwickelungsgang stufenweise an Discoglossus, welcher noch einen ventral- und dorsalwärts offenen Ringknorpel hat, Pelobates, wo der vordere Abschluss erreicht, dagegen der Ringknorpel wie die Trachealknorpel beim Menschen hinten noch offen ist,

Ceratophrys, dessen hintere Querfortsätze zu einer Platte verschmelzen, während die vorderen nur durch eine fadenartig dünne Knorpelbrücke mit einander in Verbindung treten. Bei allen anderen Arten fand er einen allseitig geschlossenen Ring, welcher die Aufgabe hat, die stark entwickelten, halbkugelförmig über ihm sich wölbenden Cartt. aryt. zu tragen.

Eine Untersuchung der Entwickelung des Knorpelgerüstes im Kehlkopf von Rana temporaria (Dissert: Göttingen 1895), führte mich zu dem Ergebnisse, für diese Art einen von der Henleschen Darstellung abweichenden Gang der Cricoidbildung annehmen zu müssen, Ich konnte nachweisen, dass zur Herstellung des Ringknorpels vier ursprünglich getrennte Knorpelkerne zusammentreten: je zwei in der Dorsalwand der Stimmlade beiderseits der Mittellinie gelegene, schon frühzeitig auftretende stabförmige Knorpelstücke und, je zwei gegen Ende des Larvenlebens hinzukommende kleine Knorpel in der Ventralwand. Letztere vereinigen sich mit dem Cranialende des Dorsalstabes der gleichen Larynxhälfte in der Seitenwand, und von diesem Punkte aus entwickelt sich der von Henle als Cart. laryngotrachealis gedeutete Fortsatz des Cricoidknorpels.

Dieser Befund deutete darauf hin, dass wir es im Kehlkopfskelett von Rana temporaria mit einer Bildung zu thun haben, die sich bereits in ihrer Entwickelung von den einfachen Verhältnissen, wie sie die Urodelen darbieten, auffallend weit entfernt. Wir sehen bei Rana Knorpelstücke, die ursprünglich nur Fortsätze der Cart. lartr. gewesen sein können, selbständig werden, und vor allem den in der Dorsalwand gelegenen Knorpel eine Dicken- und Längenausdehnung gewinnen, welche der des ursprünglichen Stammknorpels entweder gleichkommt, oder sie sogar übertrifft.

Letztere Thatsache veranlasste mich, in diesem Knorpel, unter gleichzeitiger Berücksichtigung seines frühen Auftretens und seiner Lagebeziehung zur Cart. aryt., das der Cartil. laryngo-

Fig. 1.



Fig. 2.

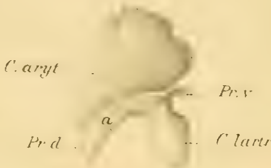


Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.

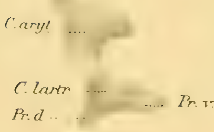


Fig. 6.

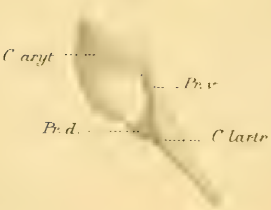


Fig. 7.



Fig. 8.



Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.
Lith. u. Druck d. kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

trachealis der Urodelen entsprechende Stück zu sehen, während ich den langen, vom Cricoid in die Ventralwand zur Lungenwurzel entsendeten Knorpelstab als einfachen Fortsatz ohne besondere vergleichend anatomische Wichtigkeit deutete. Inwieweit diese Ansicht durch die Untersuchung weiterer Arten eine Berichtigung erfuhr, wird sich im Laufe der Arbeit zeigen.

Es erschien mir nach den an Rana temporaria gemachten Erfahrungen wünschenswert, die Entwickelung des Knorpelgerüstes im Kehlkopf unserer einheimischen schwanzlosen Amphibien einmal zusammenhängend an verschiedenen, leichter zugänglichen Arten zu untersuchen, unter besonderer Berücksichtigung der Ringknorpelbildung und ihres Verhältnisses zur Cartilago laryngotrachealis.

Eine solche zusammenfassende Untersuchung fehlte bisher. Man findet in der Litteratur nur spärlich vereinzelte Angaben. Martin St. Ange beschreibt die Knorpelentwickelung bei Rana temporaria und lässt den Ringknorpel aus zwei getrennten Stücken hervorgehen: einer ventralen Halbspange und einem dorsalen einfachen longitudinalen Knorpelstab, welcher sich cranialwärts gabelig in zwei Fortsätze spaltet.

Götte äussert sich in seiner Entwickelungsgeschichte der Unke nur über die frühen Stadien der Entwickelung des Respirationsapparates, bringt aber über die Entwickelung der Kehlkopfknorpel keine genaueren Angaben.

Göppert hat nur die Kehlkopfmuskulatur der Anuren einer eingehenden Bearbeitung unterzogen und macht dabei auch Angaben betreffend die Entwickelung derselben an Larven von Rana.

Der neueste Bearbeiter des Amphibien-Kehlkopfes, Harris H. Wilder beschränkt sich auf eine Darstellung der Verhältnisse, welche im Kehlkopf ausgewachsener Anuren zu finden sind, ergänzt die Angaben Henles, auf die wir bisher fast allein angewiesen waren, durch die genauere Beschreibung des Knorpelskelettes einer grossen Reihe von schwanzlosen Amphibien, bringt

aber bezüglich der Entwickelung des knorpeligen Stützapparates keinerlei eingehende Mitteilungen.

Zur Untersuchung kamen bei der Bearbeitung dieser Frage durchgängig nur ältere Anurenlarven: solche ohne äusserlich sichtbare Extremitätenanlagen von 10—15 mm Gesamtlänge, Larven mit kleinen und grossen Hinterbeinen, vierbeinige Stadien mit unverkürztem, halbverkürztem und mit stummelförmigem Schwanz, ferner junge Exemplare von Batrachiern gleich nach Beendigung der Metamorphose und endlich noch ein- bis zweijährige Tiere. Die Stimmlade wurde auf Serienschnitten untersucht. Von wichtigeren Entwickelungsstadien fertigte ich Plattenmodelle, deren Abbildungen in der beigegebenen Tafel zu finden sind.

Es standen mir Larven von Rana temporaria, R. esculenta, Hyla arborea, Bufo cinereus, Bufo calamita und Alytes obstetricans zur Verfügung.

I. Rana temporaria, R. esculenta und Hyla arborea.

Ich beginne mit der Schilderung der Knorpelentwickelung im Kehlkopf von Rana temp., R. esculenta und Hyla. Diese drei Arten zeigen in allen wesentlichen Dingen eine solche Übereinstimmung unter einander, dass eine zusammenfassende Behandlung keine Schwierigkeiten bereitet. Auf die Darstellung der allgemeinen Gestaltung der Stimmlade im Larvenkörper und ihre Veränderung im wachsenden Tiere glaube ich ebensowenig, wie auf histologische Einzelheiten genauer eingehen zu müssen, da ich beides in meiner oben angeführten Dissertation in der nötigen Ausführlichkeit gethan habe.

In Larven, deren hintere Extremitäten in der Ausbildung begriffen sind, stellt die grössere caudale Hälfte der Stimmlade einen weit ausgedehnten, membranösen Sack dar, welcher mit dem Darm durch ein zugleich enges und dickwandiges Eingangs-

rohr in Verbindung steht. In den aus dicht gelagerten Zellenmassen bestehenden Seitenwänden dieses letzteren Abschnittes entwickeln sich als erste Andeutung eines stützenden Apparates die Anlagen der Cartt. arytaenoideae. Jede derselben hat die Form eines im Durchschnitt rundlichen Zellstabes, der sich zunächst nur durch einen sehr innigen Zusammenschluss seiner Zellelemente gegen seine Umgebung deutlicher abhebt, im Laufe der Entwickelung aber mit zunehmender Längenausdehnung in hyalinen Knorpel sich umwandelt und dann durch eine Perichondriumlage nach aussen scharf begrenzt erscheint. Die cranialen Enden dieses Knorpelstabes erreichen nicht ganz den Aditus laryngis, die caudalen rücken unter gegenseitiger Annäherung aus der Seiten- in die Dorsalwand. Sie setzen sich bei Rana escul. in Gestalt je eines rundlichen Zellstranges auf eine längere Strecke schwanzwärts fort; diese Stränge strahlen seitlich in die Umgebung weithin aus. Bei Hyla und R. temp. dagegen fliessen die Zellstränge beider Seiten zu einer zelligen Platte zusammen. Ein Ausstrahlen in die Umgebung ist nicht nachweisbar.

Die weitere Umwandlung der Cart. arytaenoidea aus der Stab- in die Halbkuppelform bietet wenig bemerkenswertes. Von der Ventralfläche des Stabes wuchert Knorpelsubstanz in die Seitenwand des Larynx hinein, und die dadurch entstehende Platte krümmt sich dem Lumen entsprechend in eine medianwärts offene Rinne.

Langsam schreitet dieser Wachstumsvorgang von dem Kopf- nach dem Schwanzende des Knorpels fort. Er kann den ganzen Knorpel gleichmässig betreffen (R. temporaria). Es kann aber auch andererseits das in der Dorsalwand gelegene Caudalende nur in geringem Grade an der Verbreiterung teilnehmen. Ich komme später noch auf diese Besonderheit zurück.

Gegen Ende der Metamorphose treibt die Cart. aryt. bei Rana temp. und escul. an ihrem Cranialende drei Fortsätze, von denen zuerst der mittlere hervorwächst, dem sich wenig

später die beiden seitlichen anschliessen. Eine Abtrennung des mittleren als selbständige Cart. santoriniana ist selbst an jungen ausgewachsenen Fröschen noch nicht bemerkbar.

Wenig später als die Arytänoidknorpel tritt in der Dorsalwand der Stimmlade eine zweite paarige Knorpelanlage auf, und zwar caudal- und lateralwärts vom Hinterende der Cartt. arytaenoideae. Ich will diese beiden Stücke die Processus dorsales nennen (Pr. d. Fig. 1 und 2).

Sie wandeln sich aus einer unbedeutenden Anlage heraus allmählich in je einen kurzen gedrungenen, hyalinen Knorpelstab um, der dem Hinterende der Stellknorpel an Dicke nicht nachsteht. In dieser Lage schwanzwärts vom Arytänoid verharrt der Proc. dorsal. bei Rana temporaria bis gegen Ende der Metamorphose. Bei den anderen beiden Arten dagegen kommt er unter fortschreitendem Längenwachstum mit seinem Cranialende zunächst in eine Höhe mit dem ihm zugekehrten Ende des Stellknorpels zu liegen, worauf in der weiteren Entwickelung beide Knorpel in entgegengesetzter Richtung noch eine Strecke weit an einander vorüberwachsen (vgl. Fig. 2 und Fig. 3). Bei Rana escul. kommt es dabei zu einer zelligen festen Verbindung der beiden Knorpel, die sich erst am Ende des Larvenlebens wieder löst. Bei Hyla konnte ich eine derartige Verbindung nicht nachweisen.

Die Ausbildung des Proc. dorsalis leitet zur Entwickelung des ringförmigen Knorpels (Annulus H. Wilder) über, für dessen Wachstum zugleich eine dritte und letzte paarige Knorpelanlage in der Ventralwand des Larynx von Wichtigkeit wird.

Bei vierbeinigen Larven mit unverkürztem Schwanz ist der ganze Eingangsteil der Stimmlade ringsum von den Stellknorpeln umwachsen (vgl. Fig. 1 und 2 von Rana esculenta). Im weiteren Verlaufe schwanzwärts ziehen diese sich jedoch, wie oben schon angedeutet wurde, unter allmählicher Verschmälerung aus der Ventralwand und den anschliessenden Teilen der

Seitenwand zurück, die nunmehr lediglich aus dicht gelagerten Zellen aufgebaut erscheint. Im Innern dieser Zellmassen treffen wir jederseits der Mittellinie auf einen im Durchschnitt ovalen, im ganzen etwa linsenförmigen Knorpelkern (Pr. v. Fig. 1 u. 2), welcher sich medianwärts dem Arytänoidknorpel nähert, lateralwärts an einen lockeren Haufen von Sternzellen anlehnt (in Fig. 1 sind alle aus Gallertgewebe aufgebauten Teile durch Punktierung gegenüber den hyalinknorpeligen Teilen hervorgehoben), durch den eine Verbindung des Ventralknorpels (Pr. v.) mit dem noch vorknorpeligen Cranialende (a) des Proc. dors. hergestellt wird.

Dies in der Seitenwand gelegene zellige Verbindungsstück der beiden Knorpelkerne, welches einem Halbring gleich das Lumen umzieht, ist dadurch besonders bemerkenswert, dass es den Ausgangspunkt für die Entwickelung eines breiten, zunächst ebenfalls aus embryonalen Zellen aufgebauten Stranges darstellt, welcher schwanzwärts in die Seiten- und Ventralwand der Stimmlade vordringt (C. lartr. Fig. 1 und 2). In ihm kommt ein gleichverlaufender dünner Knorpelstab zur Entwickelung. Die Verknorpelung greift ganz zuletzt auch auf das Verbindungsstück von Pr. dors. u. ventr. über, welch' letztere gleichzeitig unter einander in knorpeligen Zusammenhang treten. Der ringförmige Knorpel ist damit im wesentlichen als fertiggestellt zu betrachten.

Die vier langen Fortsätze (Proc. phar. ant. und Pr. cardiac. Wilder), welche bei ausgewachsenen Ranae temp. vom cranialen Rande des ringförmigen Knorpels sich erheben, sind am Ende der Metamorphose erst durch kleine zapfenförmige Vorsprünge angedeutet.

Bei Rana esculenta treibt die Verbindungsbrücke zwischen Proc. ventr. und dors. auch cranialwärts einen kurzen zapfenförmigen, zunächst zelligen, dann hyalinknorpeligen Vorsprung (Fig. 3 z), welcher späterhin mit dem erst im jungen Tier zur Entwickelung kommenden Proc. phar. ant. zu einem breiten

Fortsatz verschmilzt (Fig. 4, Pr. phar. ant.). Die Lage dieses Knorpels macht es wahrscheinlich, dass er als eine craniale Fortsetzung der Cart. laryngotrachealis aufzufassen ist. Bei Hyla fehlt er ganz, bei Rana temp. ist er erheblich niedriger und bleibt auf der ursprünglichen Stufe eines rein zelligen Auswuchses dauernd stehen, ohne eine Verknorpelung zu erfahren.

Die Knorpelbrücke, welche sich im Kehlkopf erwachsener Ranae escul. zwischen den absteigenden Teilen der Cartt. lartr. ausspannt ist am Ende der Metamorphose noch nicht entwickelt, sondern nur durch zwei kurze medianwärts gerichtete Fortsätze angedeutet.

II. Bufo calamita und Bufo cinereus.

Zwischen den beiden untersuchten Bufo-Arten besteht hinsichtlich der Gestaltung der Stimmlade und der Enwickelung ihres Knorpelskelettes vollständige Übereinstimmung.

In der Längen- und Breitenausdehnung des unpaaren Teiles ihres Respirationsapparates stehen die Bufonen hinter den Raniden erheblich zurück.

Wir unterscheiden freilich auch bei ihnen einen dickwandigen Eingangsteil und einen den Übergang in die beiden Lungen vermittelnden caudalen Abschnitt der Stimmlade. Ersterer hat aber von vornherein an Länge das Übergewicht über den anschliessenden membranösen, der auf das caudale Drittel der Stimmlade beschränkt bleibt, während bei den Raniden, im besonderen bei Hyla, das umgekehrte Verhältnis statthat, sich höchstens beide Teile an Länge gleichstehen. Mit der Verkürzung des membranösen Teiles geht, ebenfalls wieder in auffallendem Gegensatz zu den Raniden, eine nur geringe Breitenausdehnung desselben Hand in Hand.

Von einer eigentlichen Knorpelbildung ist in Larven mit kleinen Hinterbeinen noch nichts zu bemerken. Unregelmässige,

nur dichter als die Zellen in der weiteren Umgebung gelagerte Zellmassen umschliessen in einer dünnen Lage ringsum den rinnenförmigen Eingangsteil, ordnen sich weiter caudalwärts unter zunehmender Verdichtung zu zwei Zellwülsten an, welche die Seitenwände des im Durchschnitt dreieckigen Larynx in ihrer ganzen Höhe stützen, während die Ventralwand dünn membranös wird, und rücken schliesslich gegen das Hinterende des dickwandigen Stimmladenteiles in die Dorsalwand über. Dabei verschmälern sie sich in dorsoventraler Richtung, nehmen einen rundlichen Querschnitt an und nähern sich von beiden Seiten einander in der Mittellinie der Dorsalwand, neben welcher sie wulstförmig in das Lumen vorspringen. In seinem cranialen Teil grenzt sich dieser Zellwulst scharf gegen seine nächste Umgebung, Epithel und embryonales Gewebe, ab, sein Caudalende geht dagegen lateralwärts ganz allmählich in das umgebende Gallertgewebe über. Von der Aussenfläche dieses Zellstranges geht ungefähr in der Hälfte seiner Länge ein knopfförmiger zelliger Vorsprung aus.

Die ersten Spuren einer wirklichen Knorpelbildung fand ich im Larynx einer Larve, deren Hinterbeine gut entwickelt, deren Vorderbeine im Durchbruch begriffen waren. Es lagen hier zwei Knorpelstücke hintereinander in jeder Seitenwand. Das dem Aditus laryngis genäherte craniale, die Cart. arytaen., nahm das dorsale Drittel des oben beschriebenen Zellwulstes ein und hatte im grossen und ganzen die Gestalt eines sehr dünnen, länglichen Stabes. Sein Cranialende zeigte bereits eine geringe Verbreiterung nach der Ventralfläche des Larynx hin. Die Abgrenzung des Stabes gegen die umgebenden Zellen war nur undeutlich, er trat allein durch die abgesonderte hyaline Zwischensubstanz und dementsprechende hellere Färbung als histologisch differenzierter Teil hervor.

Das Cranialende des zweiten, caudal gelegenen Knorpelkernes fand sich im Innern des oben genannten knopfförmigen Zellvorsprunges. An Dicke übertraf es die Anlage der Cart. aryt., auch die Begrenzung des Knorpels nach aussen war eine

schärfere. Caudalwärts lief es unter ziemlich plötzlicher Verdünnung in ein Stäbchen aus, welches die Grenze zwischen knorpelgestütztem und membranösem Stimmladenabschnitt eben erreichte. Cranialer und caudaler Knorpelkern waren von fast gleicher Länge.

Ein Blick auf Fig. 5, welche die Larynxknorpel einer vierbeinigen Larve von Bufo calamita (Schwanz noch unverkürzt) zur Darstellung bringt, und zwar die der rechten Stimmladenhälfte in der Seitenansicht in 50facher Vergrösserung, lässt erkennen, dass die Knorpelentwickelung nur langsam fortschreitet. Die Cart. aryt. hat sich an ihrem Cranialende auf eine längere Strecke verbreitert und stützt einen Teil der Seitenwand des Larynx, die Cart. lartrach. beginnt, einen kleinen Knorpelfortsatz in die Ventralwand hinein vorzuschieben. (Pr. ventr.)

Im Gegensatz zu dem langsamen Wachstum der Kehlkopfknorpel in der Zeit des Larvenlebens vollzieht sich die endgültige Ausbildung des Stützapparates in kürzester Frist am Ende der Metamorphose, sodass der Kehlkopf einer vierbeinigen Larve mit nur noch ganz unbedeutendem Schwanzstummel im grossen und ganzen dieselbe Form wie in ausgewachsenen Kröten hat.

Die beiden Arytänoidknorpel umgeben in der bekannten Weise schalenförmig von beiden Seiten den cranialen Teil des Larynx. Nichts weist mehr auf die Entstehung aus einem longitudinalen Stabe hin.

Sie stützen sich auf einen Knorpelring, welcher dorsalwärts geschlossen erscheint und sich hier schwanzwärts in einen in der Medianlinie gelegenen, kurzen und dünnen Knorpelfortsatz auszieht. Ein zweiter, langer Knorpelfortsatz, den wir nun erst auftreten sehen, reicht, zunächst in der Seiten-, dann in der Ventralwand des Larynx verlaufend, beiderseits vom Ringknorpel an schwanzwärts über das Gebiet der unpaaren Stimmlade hinaus und geht auf die Lungenwurzel über. Sein Ursprung am Ringknorpel liegt in dem Winkel, in welchem Proc. dors.

und ventr. zusammentreffen. Von diesem selben Punkte aus erstreckt sich lateralwärts ein knopfförmiger Knorpelvorsprung, welcher die Verbindung mit der Columella des Zungenbeines anstrebt. Der Proc. ventralis hat sich medianwärts zwar verlängert, erreicht aber das entsprechende Stück der Gegenseite noch nicht, so dass der ringförmige Knorpel hier noch vorn offen gefunden wird.

III. Alytes obstetricans.

In Bezug auf die allgemeine Form der larvalen Stimmlade schliesst sich Alytes den Raniden in sofern an, als auch hier eine caudale, stark erweiterte membranöse Stimmladenhälfte von einem gleich langen, verengten, dickwandigen Eingangsabschnitt sich sondert. Letzterer stimmt in seiner Gestalt mit den bei Bufo beschriebenen Verhältnissen völlig überein.

Als bemerkenswerte Eigentümlichkeit fällt bei Alytes zunächst eine sehr frühzeitige Knorpelentwickelung in der Larynxwand auf. Bereits in 10—13 mm langen Larven (noch ohne äusserlich sichtbare Andeutung von Extremitäten) findet sich in der Seitenwand nahe dem Aditus laryngis ein kurzer zelliger Stab, welcher sich schwanzwärts in die Dorsalwand fortsetzt und hier als starker Wulst von obenher in das Lumen des Kehlkopfes vorspringt. Die Zellen gruppieren sich in konzentrischer Schichtung um die Achse dieses Stabes, sind bereits durch wenig abgesonderte Zwischensubstanz von einander getrennt und nach aussen gegen ihre Umgebung deutlich abgegrenzt. In einem nur wenig älteren Stadium ist die Umwandlung in wahren hyalinen Knorpel erfolgt. Die weitere Entwickelung dieses Stabes im Laufe des Larvenlebens geht im grossen und ganzen ähnlich wie bei anderen Anuren vor sich: das verbreiterte Cranialende umwächst die Stimmlade. Auffallend lang ist bei Alytes das caudale Stück der Stellknorpel, welches sich an dieser Umwachsung aus später

zu erörternden Gründen nicht beteiligt, sondern als schmaler, fast stabförmiger Abschnitt bis gegen Ende der Metamorphose erhalten bleibt. (Vgl. Fig. 6.)

Erst in Larven mit 4 Beinen und unverkürztem Schwanz wird die Anlage eines zweiten Knorpels bemerkbar. Sie entsteht in engstem Anschluss an eine von den Cartt. aryt. ventralwärts ausgehende Zellwucherung und liegt mit ihrem Cranialende ungefähr in halber Höhe von diesen. Sie tritt auf in der Gestalt einer Zellleiste, welche in der Seitenwand des Larynx, fast in gleicher Flucht mit dem Boden derselben lateralwärts vorspringt. Nur am Cranialende schliessen sich die Zellen dicht zusammen. Im ganzen übrigen Verlauf liegen sie locker und sind durch fädige Ausläufer untereinander verbunden; hie und da sehen wir blasig aufgetriebene Zellen in dem Verbande auftreten, Kernteilungen sind in reichlichem Masse zu beobachten. Die Selbständigkeit der Leiste gegenüber ihrer Umgebung nimmt auf dem Wege nach der Lungenwurzel hin zu. Schon im Gebiete des Caudalendes der Stellknorpel trennt sie sich von diesen durch einen deutlichen schmalen Spalt, und da, wo sie in den membranösen Teil des Kehlkopfes hineingelangt, die Stütze von dessen Wand allein übernehmend, zieht sie als dicker runder Zellstab hin, nur mit breiter Fläche dem Larynxepithel aufsitzend. Sie rückt dabei aus der Seiten- in die Ventralwand über.

Eine Stelle im Verlaufe dieses Zellstabes ist besonders bemerkenswert. Im Gebiete des Schwanzendes der Cart. aryt. lehnt sich an die Dorsalfläche der erwähnten Anlage ein im Durchschnitt der Dicke der Stellknorpel gleichkommender, aus hyalinem Knorpel bestehender Kern an. Er erscheint als dorsaler Fortsatz des langen Stranges, ist median- und caudalwärts gerichtet und nähert sich dem entsprechenden Stücke der anderen Seite in der dorsalen Mittellinie. Von dem Hinterende der Stellknorpel und ihrer zelligen Umgebung bleibt der Fortsatz durch eine deutliche Spalte getrennt. Die Thatsache, dass dieser Fortsatz

schon aus hyalinem Knorpel besteht, während die Hauptmasse der Cart. laryngotrach. noch rein sternzelligen Charakter trägt, spricht für eine gewisse Selbständigkeit dieses Bestandteiles des Knorpelskelettes, worauf bei der zusammenfassenden Betrachtung der Untersuchungsergebnisse noch näher einzugehen sein wird.

Fig. 6 giebt das Bild des Kehlkopfgerüstes einer wenig älteren Larve (etwas verkürzter Schwanz) und wird über die Gestalt des zweiten Knorpels genügend orientieren. Die Verknorpelung hat hier schon weitere Fortschritte gemacht und auch den mit Proc. ventralis bezeichneten Teil ergriffen. Die ganze, durch eine punktierte Linie abgegrenzte Caudalhälfte, welche das der Cart. laryngotrach. entsprechende Stück darstellt, trägt noch vorknorpeligen Charakter.

Von den Kehlkopfknorpeln einer Larve am Ende der Metamorphose, oder besser gesagt eines jungen Tieres mit nur noch ganz geringer Andeutung eines Schwanzstummels gebe ich an der Hand eines in Fig. 7 und 8 dargestellten Modelles eine genauere Beschreibung. Die Wand der Stimmlade ist in ihrer ganzen Länge von 4 gesonderten Knorpelstücken gestützt, den beiden Cartt. arytaenoideae und den Cartt. laryngotracheales mit ihren Fortsätzen. Erstere umgreifen mit ihrem vorderen leicht rinnenförmig vertieften Drittel von beiden Seiten den Eingangsteil des Larynx, stützen dagegen mit ihrem stark verschmälerten längeren Hinterende nur die dorsale Hälfte der seitlichen Stimmladenwand. Auch hier sind die Knorpel, mit Ausnahme ihres stabförmigen Schwanzendes, der Form des Lumens entsprechend zu einer seichten Rinne gebogen. Der gegen den Darm hin weit offene Aditus laryngis liegt zwischen den dorsalen Rändern der Cartt. arytaenoideae. Ein zweiter, der Cart. laryngotr. mit ihren Fortsätzen entsprechender Knorpel übernimmt im wesentlichen die Stütze des cau-

dalen Kehlkopfabschnittes. Er besteht aus einem Mittelstück, das in Gestalt einer langen, medianwärts konkaven Rinne die Seiten- und Rückwand der Stimmlade umgreift, einem cranialwärts anschliessenden, in der Ventralwand gelegenen, kurzen gedrungenen Fortsatz, der an die Cart. aryt. sich lehnt und zwei langen caudalwärts verlaufenden rundlichen Knorpelstäben, von denen der eine in der Dorsalwand bis zur Lungenwurzel, der andere in der Seitenwand des Larynx vordringt. Dieser ist an seinem Schwanzende in die Ventralwand verlagert und geht auf die obersten Teile der Lunge über, sich hier zu einer Platte verbreiternd.

Die Cartt. arytaenoideae beider Seiten verlaufen einander in ihrer ganzen Länge parallel. Die früher schon erwähnte Krümmung des Hinterendes ist sehr deutlich ausgesprochen.

Die Cartt. lartr. dagegen neigen sich mit ihren Cranialenden gegen einander, gehen aber mit ihren Hinterenden entsprechend der bedeutenden Breitenzunahme des Larynx weit auseinander. Von dieser Richtung weichen nur die in die Dorsalwand entsendeten Fortsätze ab, indem sie das Bestreben haben, in der dorsalen Mittellinie einander entgegenzuwachsen. Es kommt fast zu einer Verbindung der Knorpel beider Seiten, und zwar ganz am Hinterende der Stimmlade in der Gegend der Lungenwurzel.

Was den rinnenförmige Teil der Cart. laryngotrachealis anbetrifft, so umgreift dieser zunächst in dem kopfwärts gelegenen Abschnitt den Seitenteil des Larynx, rückt dann aber mit dem grössten Teil in die Dorsalwand hinein, hier das Hinterende der Arytt. vom Larynxlumen abdrängend.

Ein junges ausgewachsenes, etwa 2jähriges Exemplar von Alytes, das ich auf Querschnitten untersuchte, zeigte gegenüber vorstehendem Stadium nur den Fortschritt in der Entwickelung, dass die beiden Cranialfortsätze beider Cartt. lartr. mit Aus-

nahme eines kurzen vorderen Endes zu einer in der Ventralwand gelegenen, nach dem Lumen zu winkelig geknickten Platte zusammengeflossen waren.

Auch die hinteren dorsalen Fortsätze der Cartt. lartr. vereinigten sich ganz an ihrem Caudalende zu einer schmalen Platte. Im übrigen war der Befund derselbe, wie an der eben ausgewachsenen Larve.

IV. Vergleichende Zusammenfassung.

Die Darstellung ist bis dahin dem natürlichen Gang der Entwickelung des Larynxskelettes bei jeder einzelnen der untersuchten Arten schrittweise gefolgt. Es bedarf nunmehr einer übersichtlichen Zusammenfassung der gewonnenen Ergebnisse.

Die Stimmlade ist in früheren Stadien ihrer Entwickelung bei allen Anuren ein dünner häutiger Sack, der sich schwanzwärts in zwei zipfelförmige Anhänge, die beiden Lungen, auszieht. Mit dem Vorderdarm steht er durch ein kurzes, verengtes und dickwandiges Eingangsstück, welches die Form eines Rohres oder einer dorsalwärts offenen Rinne haben kann, in Verbindung. Mit fortschreitendem Wachstum des ganzen Respirationsapparates verlängert sich dieses Eingangsstück auf Kosten des anschliessenden dünnwandigen Teiles schwanzwärts und gewinnt gleichzeitig eine besondere Bedeutung durch die in seiner Wandung zur Entwickelung kommenden Teile des Stützapparates.

Es treten zunächst zwei dem Kehlkopfeingang genäherte Knorpelstäbe, die Anlagen der Cartt. arytaenoideae auf. Sie verlaufen — in verschiedener Längenausdehnung bei den einzelnen Arten — entweder in der Seitenwand des Larynx, parallel der Längsachse des Tieres (Bufo), oder biegen unter gegenseitiger Annäherung mit ihren Caudalenden medianwärts in die Dorsalwand um. (Rana, Hyla, Alytes.)

Schon hinsichtlich der Zeit des ersten Auftretens der Stellknorpel machen sich im Kreise der Anuren erhebliche Unterschiede bemerkbar. Während bei Alytes obstetricans schon im Kehlkopf kleiner Larven (15 mm), an denen noch keine Spur von Extremitätenentwickelung angedeutet ist, ein wohl ausgebildeter, nach aussen scharf begrenzter hyaliner Knorpelstab nachgewiesen werden kann, finden wir den gleichen Grad der Entwickelung bei Rana und Hyla erst an Larven mit mittelgrossen Hinterbeinen, bei Bufo erst zur Zeit des bevorstehenden Durchbruches der vorderen Extremitäten erreicht.

Die ursprüngliche Stabform der Cartt. arytt. bleibt bei Alytes während eines grossen Teiles des Larvenlebens unverändert erhalten.

Bei der Mehrzahl der Anuren jedoch verbreitert sich das Cranialende des Knorpelstabes frühzeitig in dorsoventraler Richtung und wandelt sich in eine Knorpelplatte um, welche eine dem Lumen entsprechende Krümmung annimmt.

Schreitet diese Verbreiterung in gleichmässiger Ausdehnung schwanzwärts über den ganzen Stellknorpel fort, so muss das Endergebnis der Entwickelung ein schalenförmiger Knorpel sein, der, wie es bei Bufo der Fall ist, gemeinschaftlich mit dem der anderen Larynxhälfte einen grossen Teil der Stimmlade allseitig umgreift.

Bei Rana escul. und Hyla fehlt ebenso wie bei Alytes eine solche Gleichmässigkeit der Entwickelung. Das Caudalende des Stellknorpels dehnt sich nicht in die Seitenwand des Kehlkopfes aus, sondern bleibt als schmale Platte in der Dorsalwand der Stimmlade liegen. Der Grund für diese Erscheinung ist, wie später noch genauer geschildert werden soll, in dem Auftreten des Proc. ventralis der Cart. laryngotrach. zu suchen, welcher bei einigermassen erheblicher Verlängerung in das Gebiet des von den Cartt. aryt. eingenommenen Stimmladenabschnittes hineinragt

und letzteren an der ungestörten Ausdehnung in der Richtung auf die Ventralwand des Larynx behindert.

Von Besonderheiten in der Entwickelung der Stellknorpel bleibt nur noch zu erwähnen, dass bei Rana escul. und tempor. am cranialen Rande drei kurze Knorpelfortsätze hervorwachsen, von denen der mittlere bei alten ausgewachsenen Fröschen eine Abtrennung erfahren kann. (Cart. Santor.)

Die Weiterentwickelung des Knorpelskelettes des Larynx zeigt in den einzelnen Gattungen erhebliche Verschiedenheiten.

Die einfachsten Verhältnisse hat, wie mir scheint, Bufo aufzuweisen. Hier tritt gleichzeitig mit der Entwickelung des knorpeligen Arytänoidstabes ein zweiter Knorpel auf, welcher sich seitlich an das vorknorpelige Caudalende des Stellknorpels anlehnt, ja mit ihm in innige zellige Verbindung tritt. Dieser Knorpel hat ein breites, im Durchschnitt rundes Cranialende, setzt sich caudalwärts unter plötzlicher erheblicher Verdünnung als Proc. dors. fort unter gleichzeitiger Annäherung an das entsprechende Knorpelstück der anderen Seite, und sendet in späteren Stadien auch einen zweiten, ganz kurzen Fortsatz in die Ventralwand des Larynx hinein.

Ich sehe in dem verbreiterten Vorderende des Knorpels das Stück der Cart. laryngotrachealis, welches zur Bildung des ringförmigen Knorpels verwendet wird und einerseits den Proc. ventr., andererseits den Proc. dors. aussendet. Der Abschluss des Ringes erfolgt zunächst in der Dorsalwand, während er in der ventralen noch bei einer vierbeinigen Larve mit Stummelschwanz nicht zu stande gekommen ist.

Als letzte Knorpelbildung wächst vom Caudalende des oben genannten Knorpelkernes als dem Bildungsmittelpunkte aus ein knorpeliger Stab caudalwärts. Er ist der Rest der Cart. laryngotr., verlängert sich schnell, verläuft auf eine kurze Strecke in der Seiten-, weiterhin in der Ventralwand und greift unter allmählicher Verbreiterung seines Caudalendes auf die Lungenwurzel über.

Dass auch ein Knorpelzapfen gegen den Proc. thyr. post. medialis des Zungenbeines vorgetrieben wird, sei nur nebenbei erwähnt.

Das Auftreten der Arytänoidknorpel und eines zweiten, zur Bildung der weiteren Skelettstücke verwendeten Knorpelkernes ist bei Alytes obstetricans zeitlich durch einen grossen Zwischenraum getrennt. Hier haben während des grössten Teiles des Larvenlebens die Aryt. allein die Aufgabe, die Stimmladenwände zu stützen und erst in der Periode der Schwanzverkürzung tritt ein zweites Paar von Knorpeln hinzu, welches sich in kürzester Zeit aus einer sternzelligen Anlage heraus zu der in Fig. 6 dargestellten Form entwickelt. Verglichen mit dem entsprechenden Stück bei Bufo ist dieser zweite Knorpel in der Richtung auf die Ventralwand hin von dem Caudalende des Stellknorpels abgerückt. Am auffallendsten bleibt aber seine frühzeitige erhebliche Längenausdehnung. Wir unterscheiden an ihm eine teils in der Seiten-, teils in der Ventralwand des Larynx verlaufende caudale Hälfte, welche das der Cart. laryngotrach. entsprechende Stück darstellt. Sie spaltet sich kopfwärts gabelig in zwei Fortsätze von ungleicher Länge und ungleicher Verlaufsrichtung. Der eine dieser Fortsätze ist kurz (Proc. dors.), steht senkrecht zur Längsachse des ganzen Stabes und dringt in die Dorsalwand der Stimmlade hinein gegen das Caudalende der Cart. aryt. vor. Der andere (Proc. ventr.) behält die Verlaufsrichtung des caudalen Knorpelabschnittes, dem er auch an Länge nur wenig nachsteht, bei. Sein Cranialende tritt in engste Berührung mit dem Stellknorpel. Proc. ventr. und dors. beider Seiten nähern sich einander, sind aber noch bei einer vierbeinigen Larve mit Stummelschwanz unverbunden.

So mannigfache Gestalt auch die Knorpelstücke annehmen, welche bei Bufo und Alytes in der Wand des kaudalen Stimmladenabschnittes gefunden werden, sie gehen doch alle in ihrer ersten Entwickelung auf einen lateralen Knorpelkern als die

Ausgangsstelle der Knorpelbildung zurück und beweisen damit ihre Übereinstimmung mit einfacheren, im Kreise der Urodelen anzutreffenden Formverhältnissen.

Dass gerade in diesem Punkte eine Änderung eintreten kann, ist in der Entwickelung von Alytes dadurch angedeutet, dass der Proc. dors. und ventr. in ihrer Verknorpelung zeitlich dem eigentlichen Stammknorpel vorausgehen. Die beiden Äste der Knorpelgabel sind augenscheinlich im Begriffe, der Cart. laryngotr. gegenüber eine gewisse Selbständigkeit zu gewinnen.

Letztere haben sie bei Rana und Hyla erreicht. Wir werden also bei den Larven dieser Arten statt des einen lateralen Knorpelstabes zwei Paare von Knorpelkernen finden müssen, eines in der dorsalen, eines in der ventralen Larynxwand gelegen. Erst sekundär treten diese in der Seitenwand mit einander in anfangs zellige, später knorpelige Verbindung und erst von dieser Verbindungsbrücke aus wächst caudalwärts ein der Cart. laryngotrach. entsprechender Knorpelstab. Das ältere und grössere der beiden Stücke ist der Proc. dors., welcher sich schon bald nach dem ersten Auftreten der Cart. aryt. entwickelt. Die Proc. ventr. kommen erst gegen Ende des Larvenlebens hinzu.

Es erscheint mir noch notwendig, in Kürze auf die Beziehungen einzugehen, in welchen die Knorpelstücke des Larynx ihrer Lage nach sowohl zu einander, als auch zu dem Körper des Tieres im allgemeinen stehen, um so mehr, als Harris Wilder die in dieser Hinsicht am Kehlkopf der erwachsenen Anuren bemerkenswerten Unterschiede besonders hervorgehoben und bei der Anordnung der einzelnen Arten zu kleineren Gruppen als wichtiges Unterscheidungsmerkmal mit benutzt hat.

Wilder verteilt die Raniden in drei Gruppen: zur ersten rechnet er Rana temporaria. Bei ihm stehen die Cartt. aryt. mit ihrer längeren transversalen Achse senkrecht zur Längs-

achse des Tieres, so dass von den beiden Winkeln, in denen die Basis und die beiden Seitenwände des Stellknorpels zusammenstossen, der eine ventralwärts, der andere dorsalwärts gerichtet ist. Eine gleiche Stellung nimmt der ringförmige Knorpel ein.

Zur zweiten Gruppe zählt Wilder unter anderen die amerikanische Rana virescenz. Er findet, dass die Cartt. arytaen. hier mit ihrer transversalen Achse eine der Längsachse des Tieres parallele Stellung einnehmen, so dass also einer der oben genannten Winkel hier cranialwärts, der andere caudalwärts gerichtet sein muss.

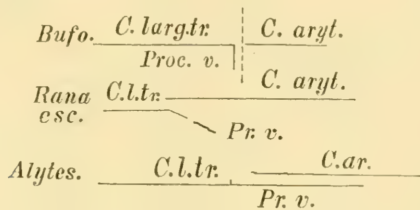
Die aus anderen Gründen in der dritten Gruppe untergebrachte Rana escul. stimmt hinsichtlich der vorliegenden Frage mit den in Gruppe 2 vereinigten Arten völlig überein.

Der durch Rana temporaria vertretene Typus ist nach Wilder der ursprüngliche. Er findet sich auch während des Larvenlebens bei den in Gruppe 2 vereinigten Anuren, deren endgültige Kehlkopfform einer „Rotation" der Stellknorpel ihre Entstehung verdankt. An älteren Larven von R. clamitans hat Wilder diesen Vorgang verfolgt.

Wenn ich Wilder auch darin völlig beistimme, dass die in Gruppe 1 beobachtete Stellung der Stellknorpel und des ringförmigen Knorpels als eine ursprüngliche Lage aufzufassen ist (vergl. die Stellung der entsprechenden Stücke bei Urodelen und Bufo), so muss ich doch andererseits betonen, dass ich bei keinem der von mir untersuchten Exemplare von R. escul. und Hyla während der ganzen Zeit des Larvenlebens eine ähnliche Stellung, wie sie für Gruppe 1 als charakteristisch geschildert wird, irgend scharf ausgeprägt habe nachweisen können. Die Cartil. aryt. steht vielmehr schon frühzeitig, wie ein Blick auf Fig. 2 lehren kann, in einer Mittelstellung zwischen den beiden oben gekennzeichneten extremen Richtungen, nähert sich sogar stets mehr der durch Gruppe 2 vertretenen.

Diese Stellung ist auch ohne weiteres verständlich, wenn man das, was ich über die Bedeutung des Proc. ventr. für die Ausgestaltung der Cart. aryt. oben gesagt habe, berücksichtigt.

Ich habe zur besseren Übersicht über die Entwickelung dieses Teiles in einer halbschematischen Skizze die Verhältnisse, wie sie bei Bufo, Rana und Alytes sich darstellen, zusammengefasst.



Solange der Proc. ventralis senkrecht zum Stamme der Cart. laryngotrach. steht, wird auch die transversale Achse des Stellknorpels zur Längsachse des Tieres eine senkrechte Stellung einnehmen können und müssen (vgl. Bufo und Rana temp.).

Sobald aber das ventrale Ende des verlängerten Proc. ventr. eine Verlagerung in cranialer Richtung erfährt und sich in stumpfem Winkel gegen seinen Stammknorpel stellt, wird es gleichzeitig bestrebt sein, den ihm anliegenden ventralen Stellknorpelwinkel in der Richtung gegen den Rücken des Tieres hin zu verschieben.

Das Ende dieser Entwickelung stellt Alytes dar. Proc. ventr. und Stammknorpel liegen in einer Flucht parallel der Längsachse des Tieres. Der grösste caudale Teil der Cart. aryt. hat eine gleiche Stellung eingenommen und ist in die Dorsalwand des Larynx gerückt. Nur ein kurzer cranialer Abschnitt nimmt noch an der Umwachsung der Seitenwand teil.

Der weitere Schritt, der bei Schlangen und Reptilien gethan wird, besteht darin, dass auch der letzte Rest des Stellknorpels in die Dorsalwand herüber gedrängt wird.

Es ist also nicht, wie Wilder meint, das Arytaenoid, welches durch eine „Rotation“ den anliegenden Teil des Ringknorpels mit sich dorsalwärts verschiebt, sondern vielmehr dieser Ring oder besser der zu seiner Herstellung verwendete Proc. ventral., welcher die Stellung der Cartt. arytaenoideae in ausgedehntem Masse beeinflusst.

Ich glaube, dass das Studium der Entwickelung des Anurenkehlkopfes geeignet ist, uns das Verständnis seiner komplizierten und eigenartigen Form zu erleichtern.

Wir finden eine Reihe von Anklängen an den Urodelentypus, z. B. in der ursprünglichen Stabform der Stellknorpel und in der Entwickelung einer Cart. lartr. mit seitlichen Fortsätzen. Die Selbständigkeit, welche diese Fortsätze bei Rana und Hyla erlangen, deutet auf Besonderheiten der Entwickelung hin, welche erst im Kreise der Anuren in die Erscheinung treten, die besondere Ausbildung anderer Teile, wie z. B. des Proc. ventralis giebt uns ein Mittel an die Hand die Anuren mit Formen, wie sie bei Schlangen und Reptilien vorkommen, zu vergleichen.

Die Frage, welche von den Formen sich dem Urodelentypus am meisten nähert, zu beantworten, ist bei der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen kaum angebracht. Jedenfalls kann ich in Alytes, wie Wilder will, diese Form nicht sehen. Die lange Entwickelung des Proc. ventralis weist hier vielmehr auf einen schlangenähnlichen Typus hin.

Das Ergebnis, zu welchem die Untersuchung der Entwickeung des Knorpelskelettes im Kehlkopfe der anuren Amphibien geführt hat, möchte ich in folgenden Sätzen kurz zusammenfassen:

1. Eine einheitliche knorpelige Cart. lateralis als gemeinsame Grundlage aller im Larynx vereinigten Knorpelstücke wird im Kehlkopf der Anuren nicht mehr angelegt.

Es hat sich vielmehr eine Sonderung dieses Knorpels in einzelne Stücke vollzogen.

2. Bei Bufo und Alytes obstetr. ist eine einfache Zweiteilung der Cart. lateralis erfolgt.

   Ein craniales Stück stützt als Cart. arytaenoidea den Larynxeingang, ein caudales, die Cart. laryngotrachealis treibt an seinem Cranialende einen ventralen und dorsalen Fortsatz und leitet auf diese Weise eine Ringbildung ein.

3. Bei Bufo entwickelt sich die Cart. aryt. und das Cranialende der Cart. laryngotr. gleichzeitig. Eine enge zellige Verbindung der beiden Knorpel deutet ihre ursprüngliche Einheitlichkeit noch an.

   Bei Alytes obstetr. entwickelt sich der Stellknorpel ganz am Anfang, die Cart. laryngotr. gegen Ende des Larvenlebens. Jede Andeutung eines Zusammenhanges fehlt. Der caudale Knorpel ist ventralwärts vom Hinterende der Stellknorpel abgerückt.

4. Die Cart. laryngotr. treibt bei Bufo an ihrem Cranialende zwei ziemlich gleich lange Querfortsätze nach beiden Seiten. Die dorsalen vereinigen sich in der Mittellinie. Der Knorpelring ist ventralwärts am Ende der Metamorphose noch offen.

   Bei Alytes überwiegt der Proc. ventralis an Länge bedeutend über den Proc. dors. Am Ende der Metamorphose fehlt noch ein Zusammenschluss, sowohl in der Dorsal-, als in der Ventralwand.

5. Bei Rana tempor., esculenta und Hyla legen sich die Cartt. aryt. in gleicher Weise wie bei den übrigen Anuren an. Die Ringknorpelbildung erfolgt aber nicht mehr von einem einheitlichen Seitenknorpel aus, sondern ist dadurch modifiziert, dass sowohl der Proc. dors., als Proc. ventr. als selbständige Knorpelstücke entstehen.

6. Von diesen beiden Knorpeln überwiegt an Grösse der dorsale. Er tritt schon in frühen Zeiten des Larvenlebens als völlig selbständiger Knorpel auf.

   Der viel später sich entwickelnde ventrale Knorpelkern ist erheblich kleiner und verbindet sich sofort nach seiner Entstehung durch eine zellige Brücke mit dem dorsalen. Aus dieser Vereinigung wächst am Ende des Larvenlebens die Cart. laryngotrachealis hervor.
7. Der dorsale und ventrale Abschluss des ringförmigen Knorpels erfolgt ungefähr gleichzeitig und vollzieht sich immer schon während des Larvenlebens.

Es möge mir verstattet sein, Ihnen, geehrter Herr Professor, an dem Tage, an welchem Sie auf eine fünfundzwanzigjährige Lehrthätigkeit zurückblicken, zugleich mit den herzlichsten Glückwünschen auch meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für die Anregung zu vorliegender Arbeit, wie auch für die reiche wissenschaftliche Förderung, welche Sie mir in meinen Studien stets haben angedeihen lassen.

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren geltende Bezeichnungen:

C. aryt. = Cartilago arytaenoidea.
C. lartr. = Cartilago laryngotrachealis.
Pr. v. = Processus ventralis.
Pr. d. = Processus dorsalis.

Fig. 1. Plattenmodell der Kehlkopfknorpel einer vierbeinigen Larve von Rana esculenta (unverkürzter Schwanz). Das Modell ist in 40facher Vergrösserung angefertigt, in der Abbildung auf die Hälfte dieser Grösse verkleinert.

Ansicht von der ventralen Fläche.

Man sieht die beiden C. aryt., welche mit ihrer cranialen Hälfte den Larynx umgreifen, mit ihrer caudalen in die Dorsalwand zurückweichen. Am Cranialende treten drei Knorpelfortsätze hervor.

Der Rest des Stützapparates setzt sich zusammen aus den beiden dorsalen (Pr. d.) und ventralen (Pr. v.) Knorpelkernen. Mit einem vorknorpeligen Teil (a) lehnt sich Pr. d. an die C. aryt. an. Pr. v. und Pr. d. jeder Seite stehen durch einen zelligen Strang mit einander in Verbindung, welcher durch eine Punktierung angedeutet ist. In gleicher Weise ist die noch zellige Cart. lartr. zur Darstellung gebracht.

Fig. 2. Dasselbe Modell von der rechten Seite her gesehen. Die rein zelligen Teile sind durch punktierte Linien gegen die beiden Knorpelstücke (Pr. v. und Pr. d.) abgegrenzt.

Fig. 3. Modell des ringförmigen Knorpels einer vierbeinigen Larve von Rana esculenta. (Schwanz bis auf $^1/_3$ der ursprünglichen Länge verkürzt.) Vergrösserung wie in Fig. 1 und 2. Ansicht von der rechten Seite. Das Caudalende der Cart. aryt. ist im Modell ebenfalls dargestellt.

Die beiden Pr. d. sind mit einander verschmolzen und verlängern sich schwanzwärts in einen einfachen Fortsatz (Pr. phar. med.). Die beiden Pr. v. haben durch ihre Vereinigung den ventralen Abschluss des Ringknorpels vollzogen. Von der Knorpelbrücke zwischen Pr. d. und Pr. v. erhebt sich cranialwärts ein Fort-

satz, der, wie ein Vergleich mit Fig. 4 zeigt, am ausgewachsenen Tier in die Bildung des Pr. phar. ant. übergeht. Caudalwärts ist das der Cart. lartr. entsprechende Stück als Knorpelfortsatz vorgewachsen.

Fig. 4. Modell des Ringknorpels und der Basis der Cart. aryt. von Rana esculenta. (Junges Tier, einige Zeit nach Beendigung der Metamorphose.)

Vergrösserung wie in den vorhergehenden Figuren. Ansicht von der rechten Seite. Die punktierte Linie giebt die wahre Länge des Proc. pharyng. med. an, von dem nur der Aufangsteil modelliert ist. Die beiden Cartt. lartr. sind durch eine zweite Knorpelbrücke[1]) mit einander verbunden, die in der Medianlinie zu einer breiten Knorpelplatte zusammenfliesst. Letztere wird in der Abbildung durch die Cart. aryt. verdeckt. Im Verlauf des Ringknorpels findet sich seitlich eine Durchlöcherung.

Fig. 5. Plattenmodell der rechtsseitigen Kehlkopfknorpel von Bufo calamita. Vierbeinige Larve, Schwanz unverkürzt.

Das Modell ist in 100facher Vergrösserung angefertigt und in der Zeichnung auf die Hälfte verkleinert.

Das durch eine punktierte Linie abgesetzte Cranialende der Cart. lartr. ist noch vorknorpelig.

Fig 6. Plattenmodell der rechtsseitigen Kehlkopfknorpel von Alytes obstetricans. Vierbeinige Larve, Schwanz unbedeutend verkürzt. Das in 100facher Vergrösserung gefertigte Modell ist in der Zeichnung auf $^1/_4$ dieser Grösse verkleinert.

Eine punktierte Linie giebt die Grenze an zwischen den bereits knorpeligen Pr. d. und v. einerseits und der noch vorknorpeligen Cart. lartr. andererseits.

Fig. 7 und 8. Plattenmodelle des Kehlkopfskelettes einer vierbeinigen Larve von Alytes obstetricans. (Ganz unbedeutender Schwanzrest.)

Vergrösserung wie in Fig. 6.

Fig. 7. Ansicht von der linken Seite.

Fig. 8. Dorsale Ansicht.

Von den in der Ventralwand liegenden caudalen Fortsätzen der Cart. lartr. ist nur der Anfangsteil modelliert. Ihre eigentliche Länge ist durch die punktierten Linien angedeutet. Sie reichen gerade bis zur Bifurkationsstelle der Stimmlade.

---

[1]) Die Stellung dieser Verbindungsbrücke sowohl, wie auch die der Cartt. aryt. weicht von derjenigen, welche wir in ausgewachsenen alten Tieren von Rana esc. finden, durchaus ab.

Ob in diesem einzelnen Falle eine Varietät vorliegt, oder ob sich bei allen jungen Ranae escul. vorübergehend ein solches Stadium nachweisen lässt, konnte ich nicht feststellen, neige aber mehr der ersteren Ansicht zu.

Verzeichnis der in der Arbeit angeführten Litteratur.

1. Gegenbaur, C., Die Epiglottis. Eine vergleichend anatomische Studie. Leipzig 1892.
2. Göppert, E., Die Kehlkopfmuskulatur der Amphibien. Eine vergleichend anatomische Untersuchung. Morpholog. Jahrbücher, V.—XXII. Bd., 1. Heft, Leipzig 1894.
3. Götte, A., Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
4. Henle, J., Vergleichend anatomische Beschreibung des Kehlkopfes mit besonderer Berücksichtigung des Kehlkopfs der Reptilien. Leipzig 1839.
5. St. Ange, Martin, Recherches anatomiques etc. sur les organes transitoires et la metamorphose des Batraciens. Annales des sciences naturelles. Tome 24, Paris 1831.
6. Wilder, H. H., The amphibian larynx. Zoolog. Jahrbücher. Abteilung für Anatomie, Bd. IX, 1896.

Aus dem anatomischen Institut in Greifswald.

BEITRÄGE

ZUR

EMBRYOLOGIE DES HUNDES.

VON

R. BONNET,
GREIFSWALD.

Mit 2 Textfiguren und 30 Figuren auf Tafel XXX/XXXV.

Einleitung.

Als ich vor nunmehr zwölf Jahren den ersten und nach weiteren fünf Jahren den zweiten Teil meiner „Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer gewonnen am Schafei“ veröffentlichte, war ich mir vollkommen darüber klar, dass ich an ein sehr schwieriges und in vielen prinzipiellen Punkten sehr wesentlich von den herrschenden Anschauungen abweichendes Objekt geraten war.

Die erste Anlage des Primitivstreifs in Gestalt des „Primitivknotens“ und der Primitivrinne als „Primitivgrube“ etwas kaudal excentrisch im Schilde; das Auswachsen des Primitivstreifs und der Primitivrinne in kraniokaudaler Richtung; die frühe und eigenartige Bildung des Mesoderms vom Primitivstreifen und, wie ich annehmen zu müssen glaubte, auch peripher vom Entoblast her; die damit in Zusammenhang stehende sehr frühe und umfangreiche Ausbildung eines den Embryonalschild ringförmig umgebenden Exocöloms und einer wallförmigen Amniosfalte noch zur Zeit der Primitivstreifenbildung stellten den damals geläufigen Anschauungen zuwider laufend, abgesehen von anderen mehr nebensächlichen Befunden, von vorn herein eine lebhafte Diskussion in Aussicht.

Eine solche ist denn auch nicht ausgeblieben.

Um mich an derselben, fussend auf etwas breiterer Basis eigener Untersuchungen beteiligen zu können, habe ich seither

jede sich mir bietende Gelegenheit zur Untersuchung der ersten Entwickelungsstadien von Säugetieren benützt und speziell die Ontogenie des Hundes zu bearbeiten versucht.

Ich wählte für meine Zwecke den deciduaten Hund, einmal um einen eigenen Einblick in die ersten Vorgänge der Decidua- und Chorionbildung zu bekommen und dann wegen einiger mir bei gelegentlichen Untersuchungen von Hundeembryonen aufgefallenen Abweichungen. Ferner ist seit Bischoffs klassischen Untersuchungen, also seit fast einem halben Jahrhundert, eine erneute systematische Untersuchung dieses, wie ich glaubte, relativ leicht zu beschaffenden Tieres nicht mehr vorgenommen worden.

Dem vorliegenden Teil soll, wie ich hoffe, in Bälde ein weiterer, der sich mit der Gastrulation und Mesodermbildung beschäftigt, folgen.

Beschaffung des Materiales.

Die Beschaffung des Materiales zu einer fortlaufenden Untersuchung der Ontogenie des Hundes ist keine ganz leichte und, nebenbei bemerkt, eine recht kostspielige.

Es gelingt ja wohl hin und wieder eine nach Angabe des Verkäufers läufige oder erst vor kurzem belegte Hündin zu bekommen, doch macht man in solchen Fällen nicht selten die unangenehme Erfahrung, dass auf die Aussagen der Lieferanten durchaus kein Verlass ist. Entweder sind, wie die Eröffnung des Tieres zeigt, wohl Embryonen vorhanden, aber weit über das gewünschte Stadium hinaus entwickelt; oder aber die Hündin ist bei näherer Untersuchung weder läufig noch trächtig; oder sie ist zwar läufig aber entgegen den Angaben des Verkäufers, wie die Sektion zeigt, noch nicht belegt.

Ähnliche Erfahrungen beklagt auch Duval[1]) in seiner Abhandlung über die Placenta der Fleischfresser:

„Comme nous étudierons en fait des carnassiers, que le chien et le chat, il pourra paraître surprenant de voir énoncer ici cette difficulté et ce long temps à réunir les pièces necessaires. Sans doute il est facile de se procurer des chiennes et des chattes en géstation; avec les ressources de la fourrière, avec la contribution demandée aux personnes, qui fournissent d'animaux nos laboratoires, nous avons vu les femelles, pleines; mais toujours des femelles, aux dernières périodes de la géstation, alors que le volume de leur abdomen, signale suffisamment leur état; bientôt même il a fallu mettre un terme à l'abondance débordante des pareils sujets. Mais pour les premières périodes, les plus essentielles, c'est tout autre, chose. Alors que rien ne révèle extérieurement l'état de géstation, alors qu'il faut s'en remettre à la parole d'un pour voyeur qui affirme, que telle femelle a été saillie trois ou quatre semaines, innombrables et désespérantes sont les déceptions qu'on éprouve à l'ouverture d'animaux, dont l'uterus se présente parfaitement vide et en pleine période de répos génital. Le seul moyen d'éviter ces déceptions est de conserver des chiennes et de chattes en captivité et de les fair saillir à l'époque du rut."

In der That führt nur dieses zwar kostspielige aber allein sichere Verfahren zum gewünschten Ziele.

Die läufige Hündin muss, nachdem sie zu „zeichnen"[2]) aufgehört hat, wie schon Bischoff angiebt, so lange wiederholt belegt werden, bis sie den Hund abbeisst. Dies allein ist ein sicheres Zeichen eingetretener Befruchtung. Beim Belegen müssen die

[1]) M. Duval, Le placenta des carnassiers. Arch. d'anat et physiol. 1893, pag. 249 u. ff.

[2]) „Zeichnen" = terminus technicus für den Blutausfluss aus der Vulva. Die Hündin lässt den Hund bekanntlich erst zu, wenn die Blutung aus ihren Geschlechtsteilen aufgehört hat.

Hunde „hängen". Nur dieser eigenartige Vorgang gilt als sicherer Beweis, dass auch wirklich eine Ejakulation stattgefunden hat.

Mein Hundematerial war natürlich in Bezug auf „Raçe", soweit von einer solchen überhaupt noch die Rede sein konnte, ein sehr wechselndes. Im Interesse möglichst geringer Futterkosten wurden kleinere Hündinnen bevorzugt.

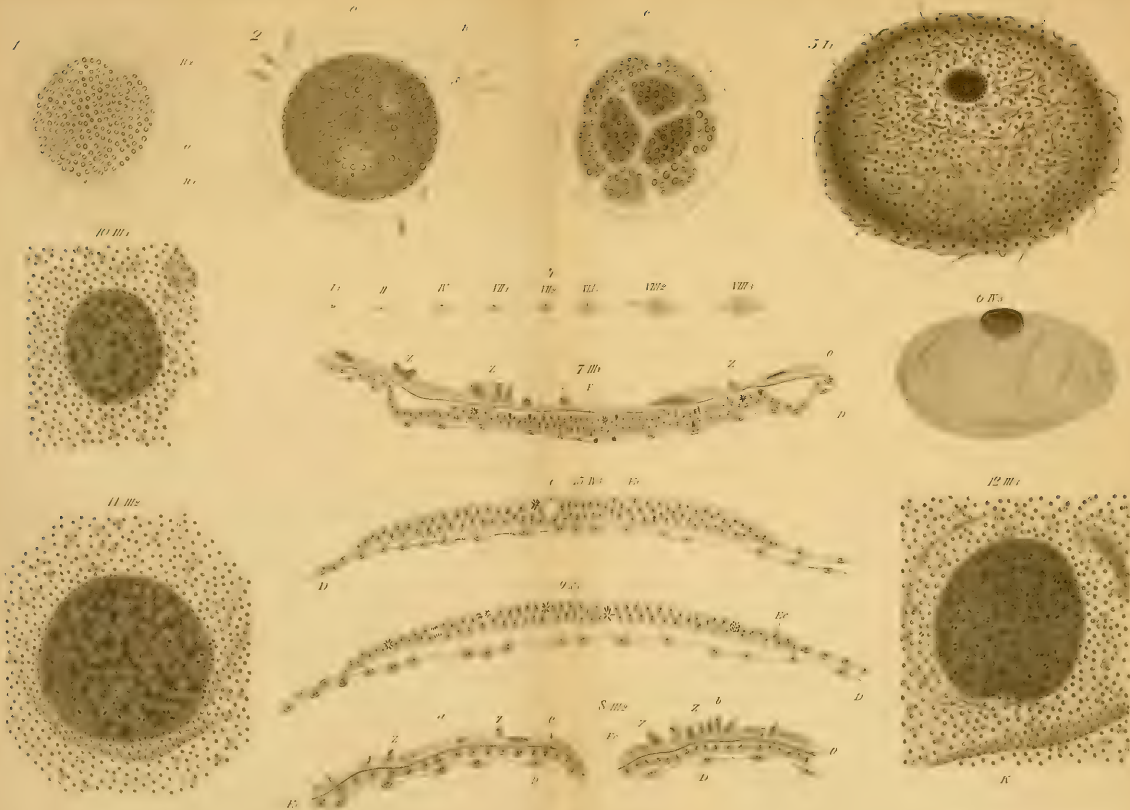
Ich darf sagen, dass ich 10 Jahre mit der Beschaffung des für diese Abhandlung verwendeten Materiales zu thun hatte, wobei ich freilich betonen muss, dass von einer ununterbrochenen und systematischen Materialbeschaffung und Verarbeitung aus verschiedenen Gründen keine Rede sein konnte. Der Umstand, dass man bezüglich der Materialbeschaffung ebenso wie bezüglich des Gewinnens einer Suite lückenloser Entwickelungsstadien beim Hunde noch mehr als bei den anderen bis jetzt untersuchten Säugetieren im wesentlichen auf die Gunst des Zufalls angewiesen ist, kann die ganze Arbeit überhaupt gründlich verleiden.

Bedenkt man ferner, dass man sich eine bestimmte Vorstellung über die Zeit der Ovulation, sowie über die Zeit und den Ort der Befruchtung aus den schon von Bischoff in seiner Arbeit über die Entwickelung des Hundeeies angeführten Gründen nicht bilden kann[1]), so wird es verständlich, dass man wieder-

---

[1]) a. a. O. pag. 28: „Da wir bis jetzt kein Mittel besitzen, um uns so lange als das Tier lebt, davon zu unterrichten, ob diese Veränderungen und die Reifung" — des Eies nämlich — „schon eingetreten sind oder nicht, so ist es auch nicht möglich, die Zeit, zu welcher die Eier aus dem Eierstocke austreten, genau zu bestimmen. Es lässt sich nur sagen, dass in Beziehung auf die Begattung keine feste Regel stattfindet. Es scheint indessen, dass wenn die Tiere sich in ihren natürlichen Verhältnissen befinden, die Begattung noch vor dem Austritte der Eier aus dem Eierstocke erfolgt, denn ich habe, wie schon erwähnt, öfters selbst nach mehrmals vollzogener Begattung die Graafschen Bläschen noch geschlossen und die Eier in ihnen enthalten, gefunden."

So 4—5 und $18^1/_2$—$19^1/_2$ Stunden nach der Begattung, wie in den folgenden Sätzen ausgeführt wird. Wenn die Eier im Uterus angekommen sind, lässt sich die Hündin nicht mehr belegen.



holt ähnliche oder gleiche Stadien findet, die man gar nicht will, und nach anderen, die man gerne hätte, bei dem enorm raschen Wechsel gewisser Stadien, die wie es scheint, kaum Stunden bestehen, oft lange Zeit oder überhaupt vergeblich suchen muss.

Auch Coste[1]) weist, indem er die Beobachtungen von Prévost und Dumas bestätigt, darauf hin, dass die Ovarialfollikel sich sehr spät nach dem Begattungsakte öffnen, und dass zwischen dem Austritte des ersten und letzten Eies ein Zeitraum von mehr als einem Tage liegen kann, und fährt fort:

„Nous pouvons, nous expliquer ainsi l'irrégularité que présentent dans leur développement les oeufs pris dans la même heure après l'accouplement, soit sur un même individu, soit sur deux chiennes différentes. Les observations faites jusqu' à ce jour, offrent en effet, sur ce point des irrégularités telles qu'on serait presque porté à supposer, que les hommes qui les ont consignées dans leur écrits, ont commis une erreur date, si soi même on n'était conduit, après des expériences multipliées, à constater tout ces différences; aussi n'est ce que d'une manière approximative que nous daterons l'apparition de tel ou tel phénomène".

So erklären sich die in meiner eigenen Tabelle vielfach mit der seit der Begattung verflossenen Zeit in Widerspruch stehenden sehr wechselnden Entwickelungsstadien und die nicht minder abweichenden Angaben der Autoren unter einander.

Eine nur einigermassen lückenlose Entwickelungsreihe zu geben ist unter solchen Umständen, wenn nicht überhaupt unmöglich, so doch nur dann denkbar, wenn man über sehr beträchtliche Geldmittel und sehr viel Zeit zur fortlaufenden Verarbeitung eines möglichst grossen Materiales verfügt.

---

1) Coste, Embryogénie comparée, cours sur le développement de l'homme et des animaux. Paris 1837. II. p. Ovologie du Chien, pag. 400.

Technisches.

Den zu Tode chloroformierten Hündinnen wurde — von einer partiellen Excision des Uterus am lebenden Tiere nach Bischoff, sah ich aus verschiedenen Gründen ab — sofort nach dem Tode der ganze Uterus mit den Ovarien vorsichtig entnommen und die Zahl der Corpora lutea auf den Ovarien festgestellt und notiert. Hierauf wurde der Uterus in einer Glaswanne mit Wachsboden festgesteckt. Mit einer Cooperschen Scheere wurden die Mesometrien mit einem Teil der Muscularis uteri bis auf die Schleimhaut entfernt. In 75°/o auf 37—38° C. erwärmter Kochsalzlösung eröffnete ich die Schleimhaut vorsichtig mit spitzen Pincetten, wie ich dies schon beim Schafe angegeben habe.

Das Aufsuchen der Keimblasen bot bei der Hündin viel bedeutendere Schwierigkeiten als beim Schafe. Namentlich in den Fällen, wo die Lage der Keimblasen noch nicht durch eine äussere Anschwellung des Uterus sich kennzeichnet, ist die gespannteste Aufmerksamkeit notwendig, um die unter Muskeldruck oft blitzschnell aus der Gebärmutterhöhle in die umgebende Flüssigkeit herausschnellenden kleinen, nahezu vollkommen durchsichtigen und sehr elastischen Keimblasen nicht zu übersehen, die nun, sollen sie nicht aufs Neue dem Auge entschwinden, sofort mit einem kleinen, möglichst glatten Hornlöffel geschöpft und in einem Schälchen mit Fixierungsflüssigkeit geborgen werden müssen.

Später, wenn die Keimblasen mit der Uterusschleimhaut sich inniger zu verbinden anfangen, hat man oft seine liebe Noth, um sie unverletzt oder möglichst wenig verletzt aus dem Cavum uteri heraus zu präparieren. In den wichtigen Entwickelungsphasen, wo im schuhsohlenförmigen Embryo die Rückenfurche vor der Primitivrinne aufzutreten beginnt, sowie in der Zeit

bis zum völligen Verschlusse des Aminos und der Ausbildung des aminogenen Chorions ist die Auslösung der Fruchtblasen eine ganz ausserordentlich schwierige, und ich beklage wie wohl die meisten Autoren, die selbst über Säugetierentwickelung gearbeitet haben, gerade aus dieser Zeit manchen Verlust.

Von nun an markieren nur angedeutete oder später deutlicher entwickelte spindelförmige Uterus-Anschwellungen schon äusserlich die in Bildung begriffenen Fruchtkammern, in welchen nun auch die Schleimhaut deutlich geschwellt und in der Deciduabildung begriffen ist. Mit der Decidua verheftet sich nun das Ektoderm durch seine Zöttchen äusserst innig und platzt beim Auslösen der Keimblasen ganz ausserordentlich leicht.

Im günstigsten Falle treten die Keimblasen als äusserst zarte und leicht verletzliche Bläschen aus.

Häufig aber reisst das Ektoderm oder später das amniogene Chorion ein und der Inhalt der Fruchtblase fliesst aus. Man steht dann ratlos vor der kollabierten Uteruskammer, in welcher von der Keim- oder Fruchtblase meist auch nicht die geringste Spur mehr zu erkennen ist.

Auf eine bestimmte Lage des Embryo, wie bei anderen Säugetieren, z. B. dem Kaninchen, wo er an der mesometralen oder wie beim Maulwurf und Igel, wo er an der antimesometralen Seite des Uterus liegt, ist nicht zu rechnen. Ich habe die Embryonen des Hundes bald an der mesometralen, bald an der antimesometralen Wand des Uterus oder zwischen beiden gefunden.

Es empfiehlt sich die Rissenden der Uterusschleimhaut vorsichtig auf einem kleinen Wachstäfelchen festzustecken, und das ganze Präparat so zu fixieren. Nach beendeter Fixation gelingt es dann mitunter durch leise Bewegung des ganzen Präparates in schwachem Alkohol da oder dort einen Fetzen der durch die Fixierung getrübten und deshalb jetzt leichter sichtbaren Rissstelle an der Keim- oder Fruchtblase zu erspähen

und sich allmählich etwas zurecht zu finden. Fast niemals aber wird man — es sei denn bei vorgerückteren Embryonen mit einer grösseren Anzahl von Urwirbeln und Hirnbeuge — den noch ganz flachen und durchscheinenden Embryo zu Gesicht bekommen. Statt im Unklaren weiter zu präparieren, trage ich dann nach vollkommener Härtung der ganzen Uteruskammer und ihres Inhaltes vorsichtig die Uterusschleimhaut mit der ihr ansitzenden Wand der Keimblase ab und färbe beide in toto.

Bei den hierbei nötigen allmählichen Übertragungen des Präparates in verschiedene Flüssigkeiten, löst sich mitunter, namentlich vor dem Auftreten wohl entwickelter Chorionzöttchen, in überraschender Weise die Wand der Fruchtblase in grösserer oder geringerer Ausdehnung von der Schleimhaut oder in früheren Stadien vom Prochorion, das an der Schleimhaut sitzen bleibt, ab und kann mit der nötigen Vorsicht mit glatt polierten Nadeln meist noch vollkommen isoliert werden. Findet eine solche Ablösung aber nicht statt, so gelingt es nun doch wenigstens bei Lupenbetrachtung eine Vorstellung von der Lage des Embryo, vorausgesetzt, dass er noch unverletzt geblieben ist, zu bekommen, und man kann ihn dann entweder als undurchsichtiges Objekt von der Bauchseite her studieren oder zum Schneiden orientiert einbetten.

Eine sehr missliche Aufgabe bleibt ferner die Abtragung des Embryonalschildes oder Embryos von den Keimblasen, die stets nur an vorher fixierten Eiern mit ganz glatt polierter Scheere vorzunehmen ist. An frischen Keimblasen macht die Klebrigkeit des Prochorions oder die leichte Faltbarkeit der nackten aus dem Prochorion ausgetretenen Keimblasen diese Manipulation ohne Gefährdung des ganzen Präparates nahezu unmöglich. Aber auch an den widerstandsfähigeren fixierten Keimblasen erlebt man noch manche unangenehme Überaschung.

Ich habe die Eröffnung der mit Igelstacheln auf einer schwarzen Wachstafel festgesteckten Hundeuteri wie beim Schafe

in erwärmter Kochsalzlösung von 37—38° C. vorgenommen. Keibel[1]) tadelt dieses Verfahren „weil frühere Erfahrungen ihm gezeigt hatten, dass die ganz jungen zarten Keime durch dasselbe etwas beeinträchtigt werden". Ich habe keine derartigen schlimmen Erfahrungen zu beklagen gehabt. Dem beliebten Einwand von Faltenbildungen etc. habe ich durch Demonstration meiner Hundeschilde gelegentlich der Versammlung der anatomischen Gesellschaft in diesem Frühjahre in Gent zu begegnen versucht. Ausserdem bemerke ich, dass die Einwirkung der erwärmten physologischen Kochsalzlösung nur wenige Minuten, ja oft nur Sekunden zu dauern braucht, da man ja die Keimblasen bald möglichst aus derselben in die Fixierungsflüssigkeit zu übertragen bestrebt sein wird. In der Fixationsflüssigkeit selbst zu präparieren, wird man, nach meinen beim Hunde gemachten Erfahrungen wenigstens, bald aufgeben.

Die Verhältnisse liegen beim Hunde wesentlich anders, als beim Wiederkäuer und Schweine, wo die Auslösung der langen schlauchförmigen Keimblasen oft lange Zeit in Anspruch nehmen känn.

Immerhin habe ich so stark gefaltete Embryonalschilde, wie sie Keibel für seine Arbeit verwenden musste, überhaupt niemals verwendet. Von den elf auf p. 101 des II. Teiles seiner Arbeit über die Embryologie des Schweines erörterten Embryonalschilden sind allein 5 Stück nach seiner eigenen Angabe so stark gefaltet und dadurch derart verunstaltet, dass genaue Massangaben unmöglich werden, und an anderen sind durch partielle Faltungen Teile der Serien unbrauchbar. Ein Vergleich der Zeichnungen meiner in 75 % Kochsalzlösung herauspräparierten Schaf- und, bislang nicht veröffentlichten, Schweinekeimblasen und Embryonen mit den Abbildungen Keibels — man betrachte sich z. B. seine Schnitte in Fig. 8 Taf. I und 28 K — 28 m

[1]) Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweines. I. pag. 12. Morphol. Arbeiten, B. 1893.

auf Taf. III an, fällt wie ich bei aller Bescheidenheit behaupten darf, durchaus nicht zu Ungunsten meiner Präparate und Abbildungen aus. Längeres, d. h. etwa über eine Stunde dauerndes, Liegen in Kochsalzlösung freilich, das habe ich ja selbst (a. a. O. 1884, pag. 189) ausdrücklich betont, führt bei ganz jungen Keimblasen des Schafes und Schweines mitunter zu einer leichten Blähung, die aber durch Glättung kleiner Fältchen mitunter nicht unerwünscht sein kann.

Als Fixierungsflüssigkeit habe ich benutzt: 4 % Salpetersäure, $1/10$ % Chromsäure (nur für ganz junge Keimblasen), und Kleinenbergs Pikrinschwefelsäure. Vor allem aber hat sich für so kleine und zarte Objekte, wie Keimblasen und Embryonalschilde, die fast momentan fixierende gesättigte Sublimatkochsalzlösung vorzüglich bewährt.

Härtungsdauer und weitere Nachbehandlung glaube ich als bekannt voraussetzen zu dürfen. Schilde und Embryonen, die im Zusammenhang mit dem Uterus geschnitten werden sollten, wurden zum Teil zuerst in Photoxylin und dann in Paraffin eingebettet, um die topographischen Verhältnisse intakt zu halten, was auch vollkommen erreicht wurde.

Als Tinktionsmittel wurde Boraxkarmin meist in alkoholischer Lösung, Alauncochenille, Alaunkarmin und Hämatoxylin verwendet. Die Schnittdicke der mit schief gestelltem Messer hergestellten Serien, beträgt durchweg, soweit nicht besondere Angaben gemacht werden, 10 μ.

Die Abbildungen wurden entweder nach den tingierten und aufgehellten Objekten oder in der Weise angefertigt, dass der fixierte, aber noch nicht tingierte Embryo, in Alc. abs. liegend, in auffallendem Lichte gezeichnet wurde. Vorzügliche Dienste beim Studium ganzer fixierter gefärbter oder ungefärbter Embryonen leistete mir ein Seibertsches stereoskopisches Okular.

Sämtliche Abbildungen sind mit dem Prisma entworfen und möglichst naturgetreu wiedergegeben.

Die Versuchstiere und ebenso die ihnen entnommene Eisuite habe ich mit lateinischen Ziffern, die einzelnen Eier einer Serie dagegen nach ihrem Entwickelungszustand mit fortlaufenden arabischen Ziffern bezeichnet. Dieser fällt keineswegs immer mit der Reihenfolge der Eier im Uterus vom Ovarialende desselben gegen das Cervikalende zu zusammen.

Es hat sich vielmehr mehrfach gezeigt, dass die meisten tubarwärts im Uterus gelegenen Keimblasen fast ausnahmslos am weitesten in der Entwickelung zurück sind, dass aber die am meisten cervikalwärts gelegene Keimblase durchaus nicht immer auch die am weitesten entwickelte zu sein braucht.

Die in dieser Arbeit verwendeten 46 Embryonen entstammen 12 auf einer Übersichtstabelle mit Beleg- und Tödtungsdaten verzeichneten Hündinnen.

Ausserdem konnten noch eine nicht unbeträchtliche Anzahl sehr junger Embryonen unbekannten Alters von anderen Hündinnen zur Kontrole verwendet werden.

Im ganzen habe ich über 70 Hundeembryonen aus der Zeit von dem ersten Auftreten des Schildes bis zur Abgliederung von 21 Urwirbelpaaren unter den Augen gehabt, beklage aber gleichwohl manche Lücke. Da mir weitere Materialergänzung zur Zeit unmöglich ist, muss ich mich zur Veröffentlichung meiner Ergebnisse entschliessen.

Einige Bemerkungen über die gegenwärtig gebräuchliche embryologische Nomenklatur.

Ein Blick auf die gegenwärtig in den embryologischen Arbeiten gebräuchliche Terminologie ergiebt das Vorhandensein einer die gegenseitige Verständigung oft in hohem Grade erschwerenden Unklarheit der Bezeichnungen und damit die Not-

wendigkeit einer präzisen auch in vergleichend embryologischer Hinsicht befriedigenden Terminologie, soweit eine solche zur Zeit, namentlich für die frühesten und wichtigsten Entwickelungsstadien möglich ist. Bestimmend für die Nomenklatur wird die Auffassung des Gastrulationsprozesses. Dass wir aber von einer einheitlichen und befriedigenden Auffassung dieses fundamentalen Vorganges bei den Säugetieren noch recht weit entfernt sind, zeigt die Lektüre der embryologischen Arbeiten und Lehrbücher zur Genüge.

Nach allem, was wir jetzt über das Hervorgehen meroblastischer Eier der Wirbeltiere aus dem primitiven holoblastischen Typus (Amphioxus) wissen, muss man mit einer rationellen Terminologie selbstverständlich auch vom Amphioxus, den Cyclostomen und Amphibien ausgehen, wie das ja auch thatsächlich von vielen Seiten in erfreulicher Weise geschieht.

Da aber aus leicht begreiflichen Gründen unsere ersten umfassenderen Kenntnisse in der Embryologie an dem klassisch gewordenen Hühnerei gewonnen wurden, so führt ein Blick auf die historische Entwickelung der embryologischen Nomenklatur naturgmäss auf das Vogelei zurück. Da ferner gewisse Bildungen, wie z. B. die „Fruchthöfe“ überhaupt zuerst am Ei der Vögel gesehen und erst später auch an Säugetierkeimblasen beobachtet wurden, lag neben der Übertragung der bei den Vögeln gewonnenen Erfahrungen auf die Keimblase der Säuger auch die Verwendung der für die Vögel eingeführten Nomenklatur auf die Säugetiere nahe und fand in der That zum Teil nicht nur in sinnverwirrender, sondern so namentlich bezüglich der Fruchthöfe in direkt falscher Weise statt.

Die im Laufe dieser Abhandlung mehrfach nötigen Vergleiche zwischen Säugetier- und Sauropsidenkeimen, sowie einige Bemerkungen über die „Fruchthöfe“ der Säugetiere und die Anlage des Embryonalschildes machen eine leider etwas umfang-

reiche Berücksichtigung der in der Nomenklatur herrschenden Missstände notwendig.

Die mühsame Durchsicht der Litteratur zeigt, dass die in den klassischen älteren Abhandlungen gebräuchlichen Bezeichnungen nicht einmal für die Vögel einheitliche und eindeutige waren.

So werden in den fundamentalen Werken von Wolff, Pander, Baer, Remak und Coste bis auf die Autoren der neuesten Zeit schon die Termini Narbe, Cicatricula, vor allem aber Keimscheibe, Keim und Keimhaut oder Blastoderm in ganz verschiedenem Sinne gebraucht.

Denn unter „Keimscheibe" versteht von Baer[1]) nur den sogenannten „Bildungsdotter" am Eierstocksei des Huhnes, spricht aber am gelegten Hühnerei vom Keim, Blastos, aus dessen Mitte, während er allmählich sich über dem Dotter ausbreitet, sich der Embryo in Gestalt eines Schildes bildet. Der übrige bei weitem grössere Teil ist dünn, hautförmig und wird deshalb Keimhaut oder Blastoderm genannt. Die Keimhaut ist demnach für v. Baer der Inbegriff der drei den Schild umgebenden Häute. Damit braucht aber v. Baer die Bezeichnung „Keimhaut" in einem neuen Sinne Pander[2]) gegenüber, nach welchem der „Hahnentritt des gelegten Hühnereies aus einer runden einblätterigen Scheibe besteht, aus der sich später der Fötus bildet und die deshalb auf dem Namen „Keimhaut" mit Recht Anspruch machen dürfe. Erst durch die Bebrütung werde die Keimhaut zweiblätterig.

Im Gegensatze zu v. Baer und Pander spricht dann Remak[3]) auch noch am frisch gelegten Hühnerei von einer

[1]) Entwickelungsgeschichte der Tiere. Bd. II, pag. 21.

[2]) Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens im Ei. Würzburg 1817, pag. 4.

[3]) Untersuchungen über die Entwickelung des Hühnchens im Ei. 1851, pag. 1.

„Keimscheibe" und sagt weiter auf pag. 2: „Panders Keimhaut ist also nicht identisch mit der Keimscheibe sondern nur mit dem oberen Keimblatt. Baer hat übrigens das Wort „Keimhaut" in einem von Pander ganz verschiedenen Sinne gebraucht; er bezeichnet nämlich die Pandersche unbebrütete Keimhaut als „Keim" und mit dem Namen „Keimhaut" belegt er den aus drei Schichten bestehenden häutigen Anhang des schon gebildeten Embryo". . . .

„Wegen dieser Verwechselung habe ich den Namen „Keimhaut" gänzlich vermeiden müssen".

Ferner ist nach Remak der Schild, im Gegensatze zu v. Baer und Bischoff, nicht die erste Anlage des Embryo (Fussnote pag. 8).

Die Verwirrung ist also schon bei den klassischen Autoren gerade gross genug, umsomehr als Remak den „Schild" irrtümlicherweise durch Beteiligung des oberen und des mittleren Keimblattes entstehen lässt. Die französischen Embryologen nennen seit Coste[1]) sowohl die „Keimscheibe" des Eierstockseies, den „Keim" des Eileitereies und gelegten Hühnereies, mag er befruchtet sein oder nicht Cicatricule. Nur ausnahmsweise liest man bei neueren Autoren „Blastoderme".

Im Atlas d'embryologie behält Duval[2]) die Bezeichnung „Cicatricule" sogar noch für das bebrütete Ei, an dem sich schon die Scheidung in hellen und dunkeln Hof und den Schild mit Primitivstreifen vollzogen hat, bei. Ein Schild wird von diesem Autor überhaupt nirgends von der Area pellucida unterschieden.

Der Pariser Forscher spricht vielmehr von einer „Aire transparente" vom Auftreten des hellen und dunkeln Hofes an bis zur

[1]) Histoire générale et particulière du développement du corps organisés. 1847. Toule, Tab. I u. II.

[2]) Atlas d'embryologie 1889 und „De la formation du blastoderme dans l'œuf des oiseaux". Annal. des sciences naturelles. 1884.

Ausbildung eines Embryo (Fig. 68) mit Medullarwülsten, Medullarfurche, Primitivstreifen, Kopffortsatz und Gefässhof, ohne den Embryo selbst genauer durch eine Bezeichnung von der „Aire pellucide“ zu unterscheiden. Erst von diesem Entwickelungsstadium ab wird die Umgebung eines mit 2 Paar Urwirbeln versehenen „Embryos“ als „Blastoderm“ unterschieden. Die Aire transparente ist aber doch nur ein bestimmtes Gebiet des Blastoderms. Auch sonst noch ist die Nomenklatur Duvals vielfach eine nichts weniger als konsequente und präzise.

Auch die englischen Autoren, ich erinnere nur an Foster und Balfour[1]) und das bekannte Handbuch der Embryologie von Balfour[2]) verwenden die Bezeichnung „Keimscheibe“ und „Blastoderm“ promiscue für den „Bildungsdotter“ des Ovarialeies, den „Keim“ des gelegten unbebrüteten und die „Keimhaut“ des bebrüteten Eies bis zum Auftreten des Embryo mit fünf Somitenpaaren. Erst ein Embryo mit 12 Somitenpaaren wird in dem Handbuche von Balfour als solcher auch ausdrücklich von der ihn umgebenden „Keimhaut“ unterschieden.

His[3]) überträgt ebenfalls die Bezeichnung „Keimscheibe“ auf den abgefurchten Keim des gelegten Hühnereies; an dem er einen durch den „Keimwall“ hervorgerufenen undurchsichtigen Rand, die Area opaca und ein helles Centrum, die Area pellucida, unterscheidet.

Auf pag. 10 verwendet His den Namen Cicatricula oder Hahnentritt „nach dem Vorgange v. Baers für die gesamte Ansicht des weissen Fleckes ohne weitere Bestimmung der Teile, die diese Ansicht erzeugen. Die Cicatricula umfasst also die Ansicht der Keimscheibe, des Keimwalles und des Bodens der Keimhöhle“.

---

[1]) The Elements of Embryologie 1874.
[2]) Elemente der Embryologie. Übersetzt von Kleinenberg. Leipzig 1876.
[3]) Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. 1868.

In der vom „Ringgebiet" (Area opaca) umrahmten Area (Area pellucida) entsteht das „Embryonalgebiet" [1]).

Angesichts dieser durchaus nicht mehr eindeutigen Nomenklatur berühren die Arbeiten mit präziser Terminologie sehr wohlthuend.

So sprechen Kupffer und Bennecke[2]) im Texte zu ihrem photographischen Atlas am gelegten Hühnerei vom „Blastoderm", an welchem die centrale „Area pellucida" und die periphere „Area opaca" unterschieden wird. In der Area pellucida entsteht noch an der zweiblätterigen Keimhaut durch eine lokale Verdickung, in deren Gebiet die Ektodermzellen cylindrisch werden der „Schild".

Als Facit dieser Zusammenstellung ergiebt sich, dass die ursprünglich von v. Baer nur für den „Bildungsdotter" des Eierstockseies des Huhnes benützte Bezeichnung „Keimscheibe" gegenwärtig allein beim Vogel für sieben ganz verschiedene Entwickelungszustände promiscue gebraucht wird, nämlich:

1. für den „Bildungsdotter" des Eierstockseies der Vögel;
2. für den „Bildungsdotter" des Eies im Ovidukt vor oder nach der Ausstossung der Polzellen[3]), mag das Ei befruchtet sein oder nicht;
3. für den in Furchung begriffenen „Bildungsdotter" im Ovidukt;
4. für den „Keim" v. Baers am gelegten aber noch nicht bebrüteten und
5. ebenso am gelegten und bebrüteten Ei bis zum Auftreten des Schildes;

[1]) Neue Untersuchungen über die Bildung des Hühnerembryo I. Fig. 2, pag. 124.

[2]) Photogramme zur Ontogenie der Vögel. Halle 1879.

[3]) Dass diese, wenn auch bei den Vögeln bis jetzt noch nicht nachgewiesen, doch ebenso, wie bei den übrigen Vertebratenklassen gebildet werden, darf wohl als sicher vorausgesetzt werden.

6. für den „Embryonalschild“ und das ihn umgebende „Blastoderm“ v. Baers und endlich
7. für den schon segmentierten Embryo und seine Umgebung.

Nicht minder vieldeutig und wenig präzise werden, wie ich gezeigt habe, die Bezeichnungen „Cicatricula“ und „Blastoderm“ oder „Keimhaut“ verwendet.

Bei der in den meisten prinzipiellen Punkten so grossen Übereinstimmung des Reptilieneies mit dem Vogelei wird es begreiflich, dass wir in der Nomenklatur der Reptilienembryologie vielfach denselben Ungenauigkeiten und Missbräuchen begegnen. Doch ist anzuerkennen, dass namentlich in den neuesten Arbeiten, so z. B. von Will und Mitsukuri, die schon früher von Kupffer und Bennecke in konsequenter Weise bei den Vögeln benutzte Nomenklatur auch für die Reptilien verwendet wird.

Eine einheitliche und brauchbare Terminologie für die ganze Gruppe der Sauropsiden ist aber sehr leicht zu erreichen.

Man braucht nur den „Bildungsdotter“, der ja doch, streng genommen gar kein „Dotter“ sondern im wesentlichen Protoplasma ist, als Keim oder Blastos zu bezeichnen, dann kann man ohne jede Zweideutigkeit vom unbefruchteten, befruchteten, in Furchung begriffenen oder abgefurchten Keime der Meroblastier reden, wie es ja thatsächlich schon eine Anzahl von Autoren thut.

Die Bezeichnung Keimhaut oder Blastoderm ist erst dann zu verwenden, wenn die Furchung im wesentlichen bis auf die Nachfurchung beendet ist, und der abgefurchte Keim am gelegten Ei unter dem Einflusse der Bebrütung oder bei den viviparen Reptilien in der Mutter weiteren Veränderungen entgegengeht, d. h. wenn in der Area pellucida sich der Embryonalschild entwickelt.

Die ursprünglich zweiblätterige Keimhaut wird durch die Mesodermbildung dreiblätterig.

Die viel missbrauchte und überflüssige Bezeichnung „Keimscheibe“ ist am besten ganz zu vermeiden. Wird sie aber gebraucht — und ich ahne, sie wird ein zähes Leben haben — so darf sie nur für den Keim des Eierstockseies verwendet werden.

Diese Nomenklatur kann ebensowohl für die Eier der Sauropsiden wie für die meroblastischen Eier der Monotremen verwendet werden. —

Die Terminologie für die holoblastischen Eier der Haartiere ist nicht minder verwirrt und zweideutig.

Ich berücksichtige hier der Einfachheit halber nur die Keimblasen ohne „Deckschichte“ und ohne „Keimblattumkehr“. Aber selbst in dieser Gruppe herrscht nichts weniger als Klarheit und Übereinstimmung in der Nomenklatur.

Der Altmeister v. Baer sagt in seiner Entwickelungsgeschichte der Tiere B. II. pag. 84:

„Kaum ist der Dotter soweit verflüssigt, dass er einige Durchsichtigkeit hat, so erkennt man auch schon, dass der sackförmige Keim sich in zwei sehr ungleiche Teile, einen kleineren mittleren, den Embryo, und einen viel grösseren umgebenden, die Keimhaut, unterschieden hat. Der Teil, welcher Embryo werden soll, ist anfangs kreisförmig, bald wie ein Schild erhaben, verdickt und ganz durchsichtig ohne weitere bemerkliche Organisation und sehr früh kenntlich, beim Schweine schon am 10. Tage. Später wird er länglich und es bildet sich in ihm ein Streifen aus etwas dunklerer Masse.“

„Kaum hat der Embryo (pag. 109) sich zu bilden angefangen, so schnürt er sich von der übrigen Keimhaut durch Einleitung der Nabelbildung ab und wir haben also einen Embryo und einen Dottersack“.

An der Säugetierkeimblase erwähnt also v. Baer zur Zeit der Entstehung des Embryo im Gegensatze

zur Keimhaut des Hühnchens nichts vom Vorhandensein eines hellen und dunkeln Hofes; auch keines „Fruchthofes“ wird nach Ausbildung des Schildes Erwähnung gethan.

Diese vollkommen richtigen, aber etwas summarischen Angaben v. Baers wurden im einzelnen durch Bischoff, welcher die Bildung der Keimblase zuerst kennen lehrte, ergänzt und erweitert. Über das Verhalten seines „Fruchthofes“ zum „Furchungskugelrest“ kam aber Bischoff in seinen Arbeiten über die Entwickelung des Kaninchens und Hundes, ebensowenig ins Klare wie Coste.

In seinen ein Menschenalter später erschienenen, „historisch-kritischen Bemerkungen etc.“ betont dann Bischoff, dass er sich den Vorgang im wesentlichen ebenso wie der Autor vorgestellt habe, der denselben 1875 zuerst sehr eingehend für das Kaninchen geschildert hat, nämlich van Beneden d. J.

Bischoff und Coste unterschieden die durch den „Furchungskugelrest“ hervorgerufene Trübung am animalen Pole der Keimblase nicht genügend von einer zweiten an derselben Stelle durch das Auftreten des „Embryonalschildes“ veranlassten und bezeichneten so beide durch ganz verschiedene Ursachen bedingte Trübungen an der Keimblasenwand irrigerweise mit einem und demselben Namen, als Tache embryonnaire, Embryonalfleck[1]) oder wie Bischoff als „Fruchthof“, der sich dann in einen hellen und dunkeln Fruchthof, wie bei den Vögeln scheiden sollte.

Im hellen Fruchthofe entsteht nach Bischoff im Gegensatze zu den oben citierten Angaben v. Baers, der um den

[1]) Embryogénie pag. 109 und Histoire du développement des corps organisés Tab. III, Lapin nebst Tafelerklärung.

Embryonalschild der Säugetiere die Fruchthöfe vermisste, die Embryonalanlage. Ein Vergleich der Figuren 39 A, B u. C, Taf. VII in der Entwickelung des Kanincheneies mit den vorhergehenden Figuren 31 bis 38 zeigt dem Kundigen, dass der „Fruchthof" in ihnen ebenso wie in den Figuren 27 und 28 auf Taf. III der Entwickelung des Hundeeies nichts anderes ist, als der entweder noch höckerig nach der Keimblasenhöhle vorspringende oder schon abgeflachte „Furchungskugelrest", und somit etwas ganz anderes ist als der kurze Zeit später auftretende „Embryonalschild" und die diesen wieder erst nach einiger Zeit seines Bestehens umgebenden „Fruchthöfe".

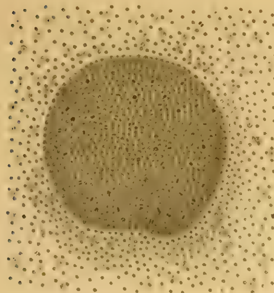
Ein weiterer Vergleich mit den Figuren 40, 41 und 42 auf Taf. VIII der Kaninchen- und mit den Figuren 29—31 auf Taf. IV und V der Hundeentwickelung beweist dem, der diese Stadien aus eigener Erfahrung kennt, dass das, was auch auf ihnen wieder als „Fruchthof" bezeichnet wird, besteht:

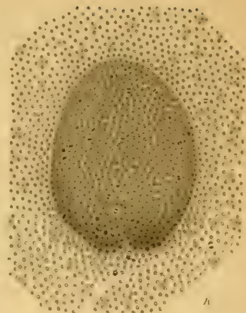
1. aus dem unter dem in Bildung begriffenen Schilde sich an der Innenseite der Keimblase mehr und mehr äquatorialwärts beim Kaninchen sich ausbreitenden, beim Hunde aber schon bis zum Gegenpol der Keimblase reichenden aus dem abgeflachten Furchungskugelrest hervorgegangen „Entoderm", und
2. aus dem durch Verdickung der Ektodermzellen in einem bestimmten Gebiete der Keimblase eben sich anlegenden und sehr bald konvex über die Keimblase sich hervorwölbenden Embryonalschild.

Auch Weil[1]) blieb über die Art und Weise der Entstehung seines „Embryonalfleckes" (Schildes) aus dem Furchungskugelrest zweifelhaft.

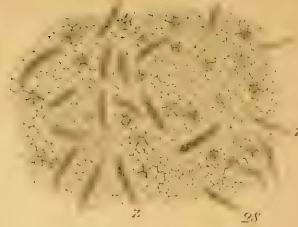
---

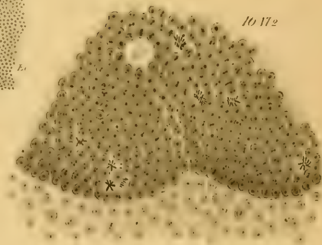
[1]) Weil, Medizin. Jahrbücher von Stricker. Jahrgang 1873, pag. 18.

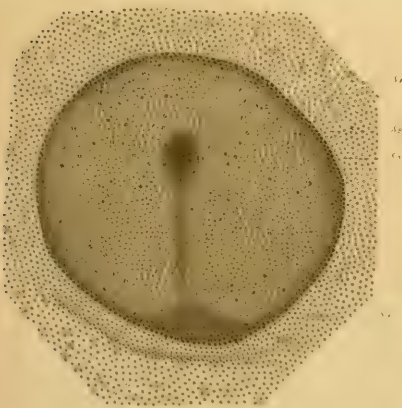
















Hensen[1]) beschrieb richtig, dass der „Furchungskugelrest" oder „Blastomerenhaufen", den er mit dem wenig glücklichen Namen „Keimhügel" belegt, sich in eine im Centrum mehr schichtige, nach der Peripherie hin aus mehr zerstreuten Zellen bestehende Zellenlage umbilde, und führte zuerst die schon bei den Meroblastiern vielfach missbrauchte Bezeichnung „Keimscheibe" zu allem Überflusse auch für den „Schild" in die Säugetierembryologie ein.

Bezüglich der Entstehung des Embryo kommt Hensen zu richtigeren Resultaten als Bischoff, soferne er seine „Keimscheibe" mit dem Embryo identifiziert, ohne dass es, wie er in Übereinstimmung mit v. Baer richtig betont, bei der Umbildung derselben zum Embryo zur Sonderung eines hellen und dunkeln Fruchthofes kommt. Der Schild oder die „Keimscheibe" entsteht durch eine lokale Verdickung des Ektoderms.

Erst in späteren Stadien beobachtete Hensen einen durchsichtigen Fruchthof, angeblich aber nur um das Kopfende des Embryo herum. Ein Teil seiner Abbildungen aber lässt einen deutlichen, wenn auch schmalen hellen Hof erkennen, dessen Kopfgebiet zum Teil dem Proamnion entspricht.

Die „Area opaca" wird beim Kaninchen nach Hensen durch die Ausbreitung des mittleren Keimblattes bedingt.

Auch Rauber[2]) nennt den scheibenförmig abgeflachten Furchungskugelrest „Keimscheibe".

Klar und richtig betonte zuerst Kölliker[3]), dass der runde Fleck der Keimblase, den die anliegenden Reste der Furchungs-

[1]) Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. f. Anat. u. Entwickelungsgeschichte von His und Braune 1876.

[2]) A. Rauber, Sitzungsber. der naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig. 1875, II. Jahrg., pag. 103.

[3]) Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere, 1879, pag. 227.

kugeln erzeugen, nicht der Embryonalfleck oder die Area embryonalis sei. Dieser bildet sich vielmehr erst nachdem der Rest der Furchungskugeln zur Anlage des „Entoderms" verbraucht und somit unscheinbar geworden ist, und verdankt seinen Ursprung einzig und allein — wie bei den Sauropsiden „einer Verdickung des Ektoderma, welche durch Wucherung und Umgestaltung desselben hervorgebracht wird".

v. Kölliker bezeichnet aber den durch die Verdickung der Ektodermzellen entstandenen Schild als Embryonalfleck oder Area embryonalis und wendet so die ursprünglich von Coste für die durch den Furchungskugelrest in der Keimblase bedingte Trübung gebrauchte Beziehung abermals in einem neuen Sinne an.

Erst am 7. oder 8. Tage nach der Befruchtung wird die zuerst runde, dann ei- oder birnförmige Area embryonalis des Kaninchens von einem dunklen Hofe umsäumt, der in der Arbeit v. Köllikers über die Keimblätter des Kaninchens 1882, pag. 11 besprochen, auf Taf. I, Fig. 4, 5 und 6 abgebildet und auf die Mesodermausbreitung am Kaudalende des Embryonalfleckes zurückgeführt wird. Erst später (Fig. 10) wird dann auch noch ein heller Saum um die Area embryonalis erwähnt.

Lieberkühn[1]) nennt den Furchungskugelrest wie Hensen Keimhügel oder gar Keimfleck und gebraucht die Bezeichnung Keimscheibe nicht nur für den Embroynalschild ohne weitere Differenzierung, sondern auch für einen solchen mit Primitivstreifen und Primitivrinne (a. a. O. Fig. 21).

Auch van Beneden[2]), dem wir über die ersten Entwickelungsstadien des Kaninchens so wichtige Aufschlüsse verdanken, ist in seiner Terminologie nicht konsequent. So nennt

1) Über die Keimblätter der Säugetiere, 1879, pag. 2 und Erklärung zu Fig. 1 und den folgenden Figuren.

2) Recherches sur l'embryologie des Mammifères. La formation des feuillets chez le lapin. Arch. de biologie, T. II, 1880, pag. 137.

er eine Keimblase des Kaninchens mit scheibenförmig abgeflachtem Furchungskugelrest (Taf. IV, Fig. 11 siehe auch die Tafelerklärung zu Fig. 3a und Fig. 4, Taf. IV) „Embryo“; wenige Zeilen weiter unten aber heisst dieselbe Keimblase „Blastocyste de l'œuf“.

Bei Heape[1]), Selenka[2]), Graf Spee[3]), Keibel[4]) u. A. heisst der „Schild“ bald „Embryonalfleck“, Area embryonalis, bald „Fruchthof“, bald „Keimscheibe“, bald „Embryo“.

Fleischmann[5]) gebraucht dagegen die Bezeichnung „Schild“ „für den mittelsten Teil der Keimscheibe“.

Noch in den Eléments d'Embryologie de l'homme et des vértebrès Taf. I 1891 bezeichnet Prenant in Fig. 55 die ovale nicht weiter gegliederte Trübung einer teilweise zweischichtigen Keimblase des Kaninchens vom 7. Tage nach Kölliker ebenso wie die in Fig. 56 auf pag. 113 abgebildeten drei Schilde vom Maulwurf nach Heape mit Primitivstreifen, Primitivrinne und Medullarrinne als „Aire embryonnaire“. Im Texte auf pag. 112 wird aber die in Fig. 55 thatsächlich dem Schilde entsprechende Trübung fälschlich als Tache embryonnaire im Sinne Costes — „elle a été nomée aussi aire embryonnaire“ — nämlich als durch den Furchungskugelrest bedingt beschrieben.

Man berücksichtige auch Häckels ausserordentlich wechselnde und willkürliche Nomenklatur in der vierten Auflage der Anthropogenie B. 1, Fig. 114—117 und 121, 122 und 124, in der gleiche oder verschiedene Entwickelungsstadien bald als Keimschild, Rückenschild, Keimscheibe, bald als Fruchthof, schuhsohlenförmiger Keimschild etc. abgehandelt werden.

---

1) The development of the Mole. Quarterly Journal of microscopical Science. N. S. B. XXIII., 1883.

2) Studien zur Entwickelungsgeschichte der Tiere. H 4. Opossum, 1887.

3) Beobachtungen an einer menschlichen Keimscheibe mit offener Medullarrinne und Canalis neurentericus. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1889. Anat. Abt.

4) Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweines. Morphol. Arbeiten 1893.

5) Embryolog. Untersuchungen über einheimische Raubtiere. pag. 4.

Die mangelhafte Unterscheidung zwischen grundverschiedenen Entwickelungsphasen spukt also noch in den modernsten Lehrbüchern!

Diese Angaben genügen wohl zum Beweise, dass auch die Nomenklatur für die angezogenen Entwickelungsstadien der Säugetiere eine ebenso verworrene und zweideutige ist, wie bei den Sauropsiden. Die Bezeichnungen Fruchthof, Embryonalfleck, Keimfleck, Embryonalschild, Embryonalanlage, Area embryonalis, Tache embryonnaire, Gastrodisque und Embryo werden bald für eine und dieselbe Bildung promiscue, bald für grundverschiedene Bildungen verwendet.

Noch grösser wird natürlich die Verwirrung, wenn man dann homologe Entwickelungsstadien bei den Sauropsiden zum Vergleich mit den Säugetieren heranziehen will.

Es kann sich da ergeben, dass man die Bezeichnung „Keimscheibe“ verwendet findet für den noch ungefurchten „Bildungsdotter“ des meroblastischen Eierstockseies der Sauropsiden wie für den undifferenzierten „Schild“, oder den mit Primitivrinne, Medullarfurche, Chorda und Ursegmenten ausgestatteten „Embryo“ an der Keimblase der Säugetiere etc. Oder der Eine nennt schon die eben beim Säugetiere aus der Morula sich bildende „Blastula mit Furchungskugelrest“ „Embryo“, während andere diese Bezeichnung für den noch nicht weiter gegliederten Schild vor der Amniosbildung ebensogut wie für spätere Stadien bis zur Geburt anwenden.

Geradezu verwirrend aber muss diese unklare Terminologie in Lehrbüchern wirken, in denen die Abbildungen verschiedener Autoren mit deren originellen sehr wechselnden Bezeichnungen kompilirt und dann vergleichend neben einander gestellt werden. So finden wir z. B. in einem sehr verbreiteten Lehrbuche der Entwickelungsgeschichte nicht nur die Abbildung eines Durchschnittes durch eine Keim s c h e i b e eines frisch gelegten nicht bebrüteten Hühnereies nach D u v a l mit „Furchungshöhle“ —

also in Wahrheit eine Discoblastula (Häckel) — und einen Medianschnitt durch eine Keimscheibe von Pristiurus mit „Furchungshöhle und Urdarmeinstülpung, die in einem anderen bekannten Buche richtiger als Medianschnitt durch eine Keimblase eines Haifisches mit beginnender Gastrulation bezeichnet wird, sondern bewundern sogar die „Keimscheibe eines Kaninchenembryos".

Diese ständig wechselnden und zum Teile geradezu widersinnigen Bezeichnungen werden dann, so z. B. bei der Lehre von der Gastrulation fortwährend auf einander bezogen und sollen dann noch für den Anfänger verständlich sein!

Angesichts dieser Missstände dürfte Versuchen, zu einer klareren Nomenklatur anzuregen, die Berechtigung umsoweniger abzusprechen sein, als heutzutage wohl niemand mehr die Notwendigkeit ständiger Vergleichung der verschiedenen gleichwertigen Entwickelungsstadien aller Wirbeltiere unter einander wird leugnen wollen.

Wenn auch ein solcher Vergleich an dem zur Zeit vorliegenden Material nur teilweise möglich ist und im einzelnen von den verschiedenen Autoren in recht verschiedener Weise durchzuführen versucht wird — ich erinnere nur an die Schilderung der Furchung des Säugereies und deren Verhalten zur Blastulabildung, sowie an das Problem der Säugetiergastrulation — und damit selbstverständlich grosse Schwierigkeiten für eine allseitig befriedigende rationelle Nomenklatur erwachsen, so meine ich doch, dass man durch Ausmerzung von vorneherein unklarer und zweideutiger Bezeichnungen schon einen tüchtigen Schritt vorwärts kommen wird.

Eine bleibende, treffende und lückenlose Terminologie zu schaffen, ist es einstweilen wohl noch zu früh, Zeit ist es aber, für genügend bekannte und gleichwertige Entwickelungsformen auch eindeutige Bezeichnungen und nur solche zu verwenden.

Für die vorliegende Arbeit genügt zu klarer Verständigung folgendes.

Die nach Ausstossung der Richtungskörper als „Ei“ zu bezeichnende weibliche Keimzelle wird mit dem Augenblicke der Vereinigung der Geschlechtskerne zum Stammkern (Häckel) zur Stammzelle (Häckel) oder dem befruchteten Keim. Der Keim furcht sich, und bildet, nachdem er das Morula- und Blastulastadium durchlaufen hat, bei den Säugetieren die Keimblase oder Vesicula blastodermica, auf welcher sich zunächst nur als lokale Ektodermverdickung der Schild differenziert.

Die Keimblase der Säugetiere entspricht, darüber sind wohl alle einig, dem nach Umwachsung des Dotters am Gegenpol geschlossenen Blastoderm eines Sauropsiden.

Die später zur Dottersackhöhle werdende Höhle der Keimblase wäre also bei einem noch dotterreichen Säugetierkeime entweder mit Dotter oder doch von noch stark dotterhaltigen Zellen erfüllt und mag deshalb Dotterhöhle heissen.

Von der Furchungshöhle ist nur noch eine Andeutung in Gestalt einer engen, zwischen den beiden die Wand der Keimblase bildenden Blättern befindlichen Spalte vorhanden. In wie weit Reste der Furchungshöhle eventuell schon während der Furchung in jedem einzelnen Falle auch noch eventuell in der Dotterhöhle aufgegangen sind, kommt hier zunächst nicht in Frage.

Für die Benennung der die Blasenwand aufbauenden Zellschichten wird der Standpunkt, den man zur Gastrulation einnimmt, massgebend. Da ich diese Frage in einem weiteren Abschnitte dieser Arbeit zu behandeln gedenke, genügt es einstweilen zu betonen, dass mich meine Untersuchungen von dem schon im Jahre 1888 eingenommenen Standpunkte vollkommen auf den zuerst von Beneden[1]), Rabl[2]) und Wenckebach[3]) betretenen Weg

[1]) E. van Beneden, Verhandlungen der anat. Gesellschaft zu Würzburg, 1888, pag. 182—186.

[2]) Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrbücher 1889.

[3]) Der Gastrulationsprozess bei Lacerta agilis. Anatomischer Anzeiger 1891, pag. 57—60 und 72—77.

geführt haben. Ich habe mich damals schon den Autoren angeschlossen, die im Primitivstreif die teilweise verwachsenen Urmundlippen und in der Primitivrinne das linear ausgezogene Prostoma sahen, war aber über die morphologische Bedeutung des Kopffortsatzes unklar geblieben[1]).

Infolgedessen konnte meine damalige Nomenklatur, das gebe ich zu, nur eine mangelhafte sein.

Doch darf ich entgegen der Bemerkung Rabls[2]): „Alle aber — es sind Hubrecht, Keibel und ich gemeint — begehen einen, wohl zuerst von v. Kupffer gerügten Fehler, indem sie das Gewebe des Primitivstreifs für einen Teil des Ektoderms halten, während es doch jetzt durch die Untersuchungen über die Gastrulation der Reptilien keinem Zweifel mehr unterliegen kann, dass es dem Entoderm zugerechnet werden muss —" bemerken, dass die Sache, soweit sie mich betrifft, nicht ganz so schlimm ist. Gleichwohl kann mir die Gelegenheit zu möglichst präziser Darlegung meines jetzigen Standpunktes nur erwünscht sein. Ich werde also künftig die innere Wand der Keimblase nur als Dotterentoderm oder Dotterblatt (Rabl, Paraderm v. Kupffers, Lecithoderm H. Virchows, Lecithophor van Benedens) bezeichnen und dieses Dotterblatt dem bei den holoblastischen Säugetieren viel später auftretenden, die Wand des Urdarmes (Primitivknoten, Primitivstreifen und Kopffortsatz) bildenden Urentoderm oder Urdarmblatt (Will) gegenüberstellen.

Wie diese beiden noch bei den Amphibien ein einheitliches Entoderm bildenden Blätter sich bei den holoblastischen Säugetieren nach ihrem zeitlichen und örtlichen Auftreten geschieden haben, soll bei der Gastrulation näher erörtert werden.

Die äussere Wand der Keimblase besteht, abgesehen von einer eventuell vorhandenen Deckschicht, aus dem Ektoderm.

---

[1]) Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. II. Archiv f. Anat. u. Physiol., 1889, pag. 39.

[2]) Vorwort zur Theorie des Mesoderms, pag. XXIII.

Der Hundekeim im Eileiter.

Ohne eigene Erfahrung über diese Verhältnisse beim Hunde stelle ich im Interesse einer gewissen Vollständigkeit das hierüber Bekannte kurz zusammen. Wir wissen durch die klassischen Untersuchungen von Bischoff (a. a. O. pag. 41), dass das aus dem Eierstocksfollikel ausgetretene Hundeei im grössten Teile des Eileiters, nämlich bis zu dessen uterinem Drittel, in Bezug auf sein gröberes Verhalten noch sehr dem Eierstockseie gleicht, und dass dessen Oolemma oder Eikapsel noch von den Zellen des Cumulus ovigerus umgeben ist. Im uterinen Ende der Eileiter schwinden dann die Zellenreste der Corona radiata ganz und der Keim tritt noch von dem nackten Oolemma umschlossen in den Uterus ein. Das Oolemma soll gleichzeitig etwas an Durchmesser und Dicke zunehmen. Der Leib der Stammzelle bildet in den ovarialwärts gelegenen zwei Dritteilen des Eileiters nur eine kompakte Masse, welche das Oolemma nicht mehr ganz ausfüllen. Zwischen ihm und der Oberfläche der Stammzelle sammelt sich Flüssigkeit an. Der Teilungsprozess der Stammzelle des Hundes beginnt erst in dem uterinen Drittel des Eileiters. Auf dem Oolemma wird während der Passage durch den Eileiter nach Bischoff keine Gallertschichte abgelagert. Über die Zeit, welche der Hundekeim zur Passage durch den Eileiter braucht, lässt sich Bestimmtes aus den schon angeführten Gründen nicht aussagen. Von Bischoff sind die Keimblasen niemals vor dem 8. Tage nach der ersten Begattung im Uterus gesehen worden, wohl aber noch später Morulae im Eileiter. So lange die Hündin sich belegen lässt, darf man niemals Keimblasen im Uterus erwarten. Meist lässt sich die Hündin nicht mehr belegen, wenn die Morulae in der Nähe des Ostium uterinum angekommen sind. Sie durchwandern die erste Hälfte des Eileiters rasch in der Zeit von mehreren Stunden, verweilen dagegen im Ende des Eileiters sehr lange.

Nach Bischoff scheint das Hundeei, nach seinem Austritt aus dem Ovarium 8—10 Tage zur Passage durch den Eileiter zu brauchen. Diese Zeitrechnung bleibt ungewiss, da man den Zeitpunkt des durch die Begattung vielleicht etwas beschleunigten Austretens der Eier aus dem Ovarium nicht kennt, und da ferner die Länge der Eileiter je nach den an Grösse so sehr verschiedenen Hunderassen nicht unbeträchtlich schwankt.

Anhangsweise füge ich ein paar eigene gelegentliche Beobachtungen über Eileitereier der Katze bei.

Bei einer längere Zeit in Einzelhaft gehaltenen und nicht belegten Katze fand ich bei Eröffnung der Bauchhöhle auf den Ovarien sehr frische noch blutige gelbe Körper. Die Durchmusterung der Eileiter förderte aus dem uterinwärts gelegenen Drittel des rechten Eileiters das in Fig. 1 abgebildete Ei zu Tage.

Die Notiz bemerkt hiezu:

Oolemma vollkommen nackt, sehr scharf konturirt, etwas gequollen ohne jede Spur von aufsitzenden Diskuszellen. Der fein granulierte und mit sehr zahlreichen, regelmässig verteilten, kugeligen, stark lichtbrechenden Dotterelementen erfüllte Eileib ist durch eine Spalte allseitig von der Innenfläche des Oolemmas getrennt und sehr undurchsichtig. An seinem oberen Pole liegt in einer seichten Delle eine Polzelle. Eine ebensolche, etwas abgeflachte, liegt am unteren Pole frei in der Spalte zwischen Eileib und Oolemma. Eikern nicht zu sehen. Um die Dotterelemente auf ihre eventuelle Fettnatur zu prüfen, wurde ein Tropfen 1 % Osmiumsäure zugesetzt, die aber nur eine dunklere Färbung der stark glänzenden Dotterelemente hervorrief. Auf Zusatz von verdünntem mit etwas Essigsäure versetzten Glycerin zog sich der Eileib etwas stärker — sowie abgebildet — von dem Oolemma zurück und die Polzellen wurden dadurch deutlicher, ohne dass jedoch ein weiterer Einblick in den Eileib er-

möglicht wurde. Ich kann nicht mit Sicherheit entscheiden, ob es sich in diesem Falle um eine nachträgliche Verschiebung der beiden Teilstücke der zuerst abgeschnürten Polzelle nach unten oder etwa um eine Abschnürung zweier Polzellen an verschiedenen Eipolen handelt, nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen über die Bildung der Polzellen halte ich erstere Meinung für die richtigere.

Ganz kürzlich erhielt ich aus dem Eileiter einer frisch gefangenen Katze ca. $1^1/_2$ cm vom Ostium uterinum das in Fig. 2 abgebildete, etwas grössere Ei.

Dem etwas gequollenen vollständig homogenen Oolemma desselben sitzen noch vereinzelte zum Teile spindelförmig ausgezogene in Auflösung begriffene Zellen des Cumulus ovigerus auf. Ausserdem bemerkt man auf dem Oolemma feinkörnige Auflagerungen und in und auf demselben zahlreiche bewegungslose Spermatosomen. Im Eileiter selbst fanden sich noch vereinzelte Spermatosomen in schwacher Bewegung. Der aus den schon oben beim vorigen Ei angeführten Gründen sehr undurchsichtige Eileib hat sich etwas von dem Oolemma zurückgezogen. In der so entstandenen etwa $^1/_4$ der Cirkumferenz des Eileibes betragenden Spalte liegen zwei abgeflachte Polzellen dicht neben einander.

Schon am frischen in Eileiterflüssigkeit mit gestütztem Deckglase untersuchten Ei fielen zwei hellere Stellen auf. Da der zufällig gemachten Beobachtung die eintretende Dunkelheit vorerst ein Ende machte, wurde auch diesem Ei ein Tropfen 1 % Osmiumsäure und später verdünntes Glycerin mit Essigsäure zugesetzt. Nun werden zwischen den Dotterelementen ein grösserer, scharf kontuirter und ein kleinerer weniger scharf begrenzter Kern sichtbar, den ich als Ei- und Spermakern deute.

Es ist sehr auffallend, dass dieses so nahe am Ostium uterinum im Eileiter gelegene Ei erst die beiden Vorkerne enthält, umsomehr als ein drittes befruchtetes Ei einer anderen

Katze aus der Mitte des Eileiters schon in neun deutlichen Blastomeren zerlegt war Fig. 3. Von dem ebenfalls gequollenen Oolemma waren alle Zellen des Cumulus ovigerus abgestreift. In dem mit körnigen Gerinnseln bedeckten Oolemma sieht man zahlreiche bewegungslose Spermatosomen. Die Blastomeren ungleich gross, ihre Kerne durch Dotterelemente unsichtbar. Von Polzellen nichts zu sehen.

Die gegebenen Abbildungen beweisen zur Genüge, dass die Eileitereier der Katze (und wohl auch die des Hundes) wegen ihrer durch reichlichen Dotter bedingten Undurchsichtigkeit, so gut wie keinen Einblick in die feineren Vorgänge bei der Ausstossung der Polzellen, der Kopulation der Vorkerne und der Furchung zulassen. Ich habe deshalb nicht weiter auf Eileitereier gefahndet und gebe diese Bemerkungen und Abbildungen nur aus dem Grunde, weil in der Litteratur Eileitereier der Katze abgesehen, von den schon in meinem Grundriss der Embryologie der Haussäugetiere, in sehr unzulänglicher Weise reproduzirten Fig. 1 und 2 weder beschrieben noch abgebildet worden sind.

Interessant scheint mir ferner, da ich die Eier der höheren Säuger mit Rabl für tertiär dotterarm halte, die bedeutende Menge von Dotterelementen, welche den Eiern des Hundes und der Katze, vielleicht denen der Raubtiere überhaupt eine primitivere Stellung bezüglich ihres Dottergehaltes zuweisen, wie denen der Nager und anderer dotterärmerer Typen.

Um dem Leser die eintönige Lektüre einzelner Notizen zu ersparen, verweise ich bezüglich der die Beleg- und Tötungsdaten sowie der die Fixierung und Färbung der Keimblasen und Embryonen betreffenden Einzelheiten auf die nachstehende nach meinen Aufzeichnungen entworfene Tabelle und fasse das Erwähnenswerte nach Schilderung der Oberflächenbilder unter besonderen Gesichtspunkten in einzelnen Abschnitten zusammen.

Tabelle

Nr. d. Versuchstieres	Belegt Tag	Belegt Stunde	Getötet	Alter der Keimblasen oder Embryonen nach d. 1. Coitus Tag	nach d. 1. Coitus St.	nach dem letzt. Coitus Tag	nach dem letzt. Coitus St.	Zahl der Corp. lutea links	Zahl der Corp. lutea rechts
I. Kleine Hündin zweifelhafter Rasse	16. 17. 19. VI. 1893	4 h. n. 8 h. v. 8 h. v.	3. VII. 93 10 h. 30 m. v.	16	18½	14	2½	3	3
II. Dachshündin	5. 6. VI. 94	4 h. n. 8 h. v.	25. VI. 94 4 h. n.	20	—	19	8	1	2
III. Mittelgrosse Hündin unbestimmbarer Rasse	16. IX. 93	8 h. v.	2. X. 93 8 h. v.	?	?	16	—	2	3
IV. Mittelgrosse Bulldogge	28. I. 29. I. 30. I 31. I. 1. II. 89	9½h.v. 7 h. v. 7 h. v. 7 h. v. 7½h.v.	12. II. 89 9 h. v.	14	23½	11	1½	5	4
V. Pinscherhündin	8. V. 9. V. 10. V. 93	9 h. v. 4 h. n 3 h. n.	23. V. 93 3 h. n.	15	6	13	—	6	0
VI. Spitzhündin	15. III. 16. III. 18. III. 19. III. 94	5 h. n. 8 h. v. 7 h. v. 8 h. v.	3. IV. 94 10½ h. v.	18	17½	16	2½	4	1
VII_1 (v a) VII_2 (v b)	Zwei Embryonalschilde d. Suite V		—	—	—	—	—	—	—
VIII. Kleine Spitzhündin	6. IV. 95	8½h.v.	23. IV. 95 4 h. n.	?	?	17	7½	3	2
IX. Pinscherhündin	als angeblich vor kurzem belegt gekauft		19. IX. 94 9 h. v.	?	?	?	?	2	1
X. Hündin unbestimmbarer Rasse als angeblich belegt gekauft	3. VIII. 94	8 h. v. 6 h. n. beisst ab	23. VIII. 94 9 h. v.	?	?	20	1	3	3
XI. Dachshündin angeblich belegt	3. III. 93 beisst ab	9 h. v.	5. III. 93 9 h. v.	?	?	?	?	2	1
XII. Junge zum erstenmal läufige Dogge ohne Vorderbeine geboren (Amelus)	3. VI. 4. VI. 5. VI. 6. VI. 88	9 h. v. 9 h. v. 9 h. v. 9 h. v. 6 h. n.	21. VI. 88 1 h. n.	18	4	15	4	3	3

I.

Zahl der gefundenen Keimblasen od. Embryonen links	rechts	Länge der Keimblasen mm	Breite der Keimblasen mm	Prochorion	Embryonalschild lang mm	Embryonalschild breit mm	Fixierung	Tinktion
3	2	1,5	1—1,2	vorhanden	0,16	0,08	Sublimat	Hämatoxylin oder Boraxkarmin
0	1	2	1,5	„	0,25	0,10	4% Salpetersäure	Boraxkarmin
1	3	1,8—2,5	1,5—2	„	1. 0,25 2. 0,38 3. 0,38 4. 0,40	0,20 0,35 0,40 0,35	1/10 % Chroms.	Hämatoxylin Boraxkarmin
5	4	2 8—3	1,5—2	Zerrissen. Keimblasen nackt	0,42—0,55	0,35 — 0,38	4% Salpeters.	Boraxkarmin
4	0	4—5	2—3	„	0,48—0,50	0,48 — 0,52	Pikrinschwefelsäure	Boraxkarmin
2	2 leere Oolemmahülsen.	4	2	„	0,40—0,50	0,35 — 0,55	Sublimat	Cochenillealaun
2	—	4—5	3	nur am Gegenpol in Spuren vorhanden	0,80 0,65	0,78 0,75	Sublimat „	Boraxkarmin „
3	2	1 l_1 11 2 l_2 14 3 l_3 11 4 r_1 zerbrochen 5 r_2 14	$4^1/_2$ 5 4 $5^1/_2$	„	Birn-Schuhsohlenform m. prim. Medullarfurche 2 3 3,60 3,50 3,40	1,30 1,11 1 1 1,12	Sublimat	Hämatoxylin Boraxkarmin Hämatoxylin
2	Zerbrochen	Uteruskammern angedeutet. Keimblasen mit der Uterusschleimhaut verklebt eingerissen, unbestimmbar		fehlt	1 je 7 Urwirbel 2 Herzanlage IX_3 7 Urwirbel IX_4 8 Urwirbel IX_5 8 „		Sublimat	Boraxkarmin
3	2 1 davon zerbrochen	„	„	„	X_1 7 Urwirbel X_2 8 „ X_3 8 „ X_4 9-10 „ X_5 10 „		„	Boraxkarmin
1 2 Keimblasen zerbrochen	0	„	„	„	XI. 13 Urwirbel		„	Boraxkarmin
3	3	Uteruskammern sehr deutlich. Fruchtblasen mussten zerrissen werden		„	l_1 16 Urwirbel l_2 16 „ l_3 19 „ r_1 16 „ r_2 20 „ r_3 21 „		4% Salpetersäure	Alaunkarmin

I. Von der Anlage des Embryonalschildes bis zum Auftreten des ersten Urwirbels. Serie I—VIII.

Die jüngsten von mir im Hundeuterus gefundenen Keimblasen sind kleine, nahezu runde und pralle durchscheinende Bläschen von 1,5 mm Länge und 1,2 mm Breite. (Siehe die Fig. 4 und Fig. 5 und die Tabelle 1 auf p. 452.)

Sie werden sehr bald länglich und dann citronenförmig. Durch zipfelförmiges Auswachsen der beiden Enden der Citrone zeigen auch die Keimblasen des Hundes vorübergehend eine unverkennbare Tendenz zu dem bei den Wiederkäuern und Schweinen im Extrem bekannten Auswachsen in Schlauchform.

Die Keimblasen des Hundes bilden dann in der Mitte kugelig aufgetriebene, in konisch verjüngte Enden übergehende pralle Spindeln von einer Gesamtlänge von 11—14 mm Länge und 4—5 mm Dicke. Die konisch sich verjüngenden mehr oder weniger scharf gegen den kugelig aufgetriebenen Spindelkörper abgesetzten Enden können die Länge von 4—6 mm erreichen.

Bischoff scheint diese auffallenden Spindelformen nicht zu Gesicht bekommen zu haben; wenigstens giebt er keine Abbildung derselben, und auch im Texte findet sich keine diesbezügliche Bemerkung.

Mit der fast gleichzeitig mit diesem Stadium beginnenden Bildung der Decidualkapsel, nehmen die kontinuierlich wachsenden Keimblasen unter beträchtlicher Aufblähung und Dehnung ihrer zipfelförmigen Anhänge dann wieder die bekannte charakteristische und typische Citronenform an, welche sie bis etwa zur 5. Woche beibehalten. Ältere und namentlich geburtsreife Fruchtblasen haben die bekannte Form eines länglich runden Sackes mit gürtelförmiger Placenta.

Bis zur Länge von 5 mm liegen die Hundekeimblasen nicht nackt im Uterus, sondern sie sind ausnahmslos, in den

früheren Stadien vollkommen, in den älteren noch mehr oder weniger vollständig von dem Oolemma (Zona pellucida) und einer dieses umhüllenden, wechselnd dicken Gallertschichte, somit von einem richtigen „Prochorion" im Sinne von Hensen umschlossen.

An Keimblasen über 5 mm Länge bis zu 14 mm Länge ist das Prochorion nicht mehr als geschlossene Hülle, sondern nur noch in Gestalt von grösseren und kleineren Fetzen und Schollen vorhanden. In späteren Stadien fehlt es vollständig.

Entweder nahezu vollkommen durchsichtig, wasserhell oder schwach milchglasartig getrübt und etwas fleckig liegen die Keimblasen, obwohl äusserlich noch jede Andeutung von Anschwellungen des Uterus fehlt, doch schon bei einer Grösse von etwa 3 mm an ihren bleibenden, späteren Anheftungsstellen.

Nur bei einer einzigen Serie (Nr. VI) fanden sich ausnahmsweise früh eben bemerkbare Uterusanschwellungen vor, welche das Aufsuchen der Keimblasen wesentlich erleichterten.

Von einer Decidualkapsel ist noch keine Spur vorhanden, nur in Uteris mit spindelförmigen Keimblasen (Serie VIII) weist eine etwas stärkere Schwellung der Schleimhaut und deren gesteigerte Durchsaftung auf die eben beginnende Decidualbildung hin.

Vollkommen frei, wie es auf den ersten Blick scheinen könnte, liegen aber die Keimblasen des Hundes, wie eine genauere Untersuchung zeigt, doch nicht im Cavum uteri. Sie sind vielmehr, im Gegensatze zu den schon sehr früh oolemmalosen Keimblasen der Schafe und Schweine, durch ihre Gallerthülle mehr oder weniger innig mit der Innenfläche der Uterusschleimhaut verklebt. Der Grad der Innigkeit dieser Verklebung ist ein recht verschiedener. Manche Keimblasen fielen schon bei der Untersuchung gleich nach der Fixation, noch während die ungefärbten Präparate in Alkohol lagen, durch ihre eigenartige unebene Oberfläche auf, die nach der Leichtigkeit, mit welcher

sie an den zur Präparation gebrauchten Instrumenten hafteten, zu schliessen, sehr klebrig sein mussten.

Nach Färbung war in den Schnittserien der Nachweis einer rauhen, unebenen und oft mit flockigen oder höckerigen Auflagerungen versehenen, das Oolemma äusserlich überziehenden Schicht von 6—40 und mehr μ Dicke leicht zu führen.

Andere schon elliptische und citronenförmige, bei der Eröffnung des Uterus oft mit einer gewissen Kraft unter dem Druck der Muskularis uteri in die Präparierflüssigkeit herausgeschnellte Keimblasen, liessen dagegen weder bei Flächenbetrachtung noch in Schnittserien irgend eine Spur von Oolemma oder von der dieses umgebenden Gallertschicht erkennen. Sie waren nämlich, wie ein Vergleich mit anderen Keimblasen derselben Entwickelungsstufe lehrte, bei der Eröffnung des Uterus nackt und unverletzt aus dem zerrissenen und an der Schleimhaut hängen gebliebenen Prochorion herausgetreten.

Herkunft, Bau und Bedeutung des Prochorions näher und im Zusammenhange zu erörtern, wird sich nach Schilderung der Keimblasenserien I—VIII Gelegenheit geben.

Ich beschreibe also diese Keimblasen zunächst ohne Rücksicht auf das Verhalten ihres Prochorions.

1. Kugelige, ovale oder schon citronenförmige Keimblasen von 1,5—5 mm Länge und 1—3 mm Breite vom 15. bis 20. Tage nach der ersten und dem 12. bis 19. Tage nach der letzten Begattung.

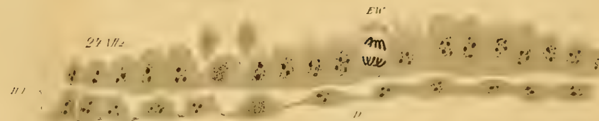
Runder, rundlicher oder schon ovaler Embryonalschild ohne weitere Gliederung von 0,16 mm Länge und 0,08 mm Breite bis zu 0,52 mm Länge und 0,48 mm Breite. Serie I—V.

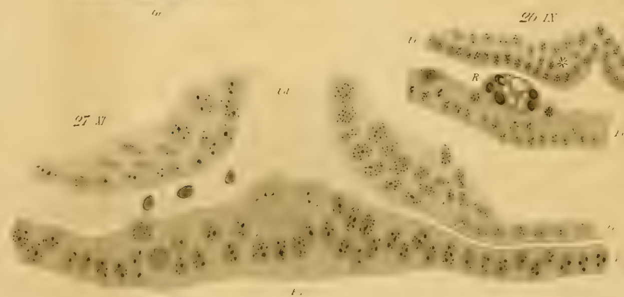
Die siebenundzwanzig, aus diesem Entwickelungsstadium gewonnenen Keimblasen entsprechen im wesentlichen den von Bischoff[1]) in den Figuren 30—31 F von einer 18 Tage und

---

1) Entwickelung des Hundeeies. 1845.







7 Stunden nach der ersten und 11 Tage nach der letzten Begattung getöteten Hündin Nr. XLII abgebildeten von $2^1/_2$ bis $4^1/_2$ mm Länge.

Sämtliche Keimblasen sind schon vollkommen doppelblätterig. Ihre Wand wird von dem einschichtigen Ektoderm und dem ebenfalls einschichtigen Dotterblatt gebildet.

Das Ektoderm ist durchweg glatt. Es besteht in der Umgebung des Embryonalschildes aus kubischen, peripher von diesem aber aus sich mehr und mehr abflachenden Zellen mit runden oder ebenfalls etwas abgeflachten Kernen.

Das Dotterblatt der Keimblase baut sich aus im Querschnitte spindelförmigen, bei Flächenansicht je weiter gegenpolwärts um so weiter auseinander liegenden sternförmigen zum Teil durch recht lange Kommissuren verbundene Zellen mit grossen, etwas abgeflachten runden Kernen auf.

E. van Beneden hat in Fig. 9, Taf. VI seiner schönen Arbeit über die Blätterbildung des Kaninchens[1]) das protoplasmatische Retikulum der sternförmigen Dotterblattzellen und ihre kleinen Vakuolen so treffend abgebildet, dass ich bei völlig gleichen Befunden beim Hunde von einer Abbildung absehen kann.

Die Embryonalschilde der Suite I überragen bei Profilansicht die Konturlinie der Keimblasen, ebenso wie in der Schnittserie, nur unbeträchtlich durch Höhenzunahme ihrer mehr cylindrischen Ektodermzellen.

Die Schildränder sind gegen die Keimblase noch weniger scharf abgesetzt, als in etwas weiter entwickelten Stadien folgender Serien.

Die bei Flächenbetrachtung runden, im Schnitte oblongen Kerne der cylindrischen sehr dicht stehenden Ektodermzellen

[1]) Archiv de Biologie 1880.

des Schildes sind kleiner als die noch auffallend weit auseinander liegenden Kerne des Keimblasenektoderms.

Die Dotterentodermzellen stehen im Bereiche des Schildes einreihig, etwas dichter als im Bereiche der eigentlichen Keimblase, sie sind grösser als die Ektodermzellen, im Querschnitte spindelförmig mit grossen rundlichen Kernen.

Auffallenderweise fand sich in diesen Schilden keine einzige Mitose, während solche in der Wand der Keimblasen ziemlich zahlreich waren.

Von den übrigen mir aus den angeführten Suiten zur Verfügung stehenden Embryonalschilden gebe ich in den Figg. 10 bis 12 Abbildungen der Schilde der Serie III, 1—3. Von dem vierten Schild dieser Serie ist ein Querschnitt in Fig. 7 und von dem Schilde 3 der Serie IV ist der Medianschnitt in Fig. 9 abgebildet. Diese Bilder geben, wie ich annehmen darf, eine ziemlich lückenlose Reihe junger Schilde, die durch die Kontrole an einer Anzahl gleicher, hier nicht abgebildeter Präparate an Zuverlässigkeit gewinnt.

Die zu beiden Seiten der Schilde in den Figuren markierten Linien entsprechen der Längsachse der zugehörigen Keimblasen. Aus diesen Orientierungslinien ergiebt sich ebenso wie aus später zu erörternden Gründen die Wahrscheinlichkeit, dass die Schilde von Anfang an senkrecht, oder nahezu senkrecht mit ihrer späteren langen Achse, zur langen Achse der Keimblase gerichtet, liegen.

Das Fehlen jeder weiteren Gliederung macht es in diesem Stadium unmöglich, das spätere Kopf- und Kaudalende irgendwie mit Sicherheit zu erkennen.

An den Schilden III, 1—3 fällt, abgesehen von der nun schärferen peripheren Begrenzung gegen die Keimblase und der stärkeren Prominenz gegenüber den Schilden der Serie I, das etwas fleckige Aussehen im gefärbten Präparate auf.

Im Bereiche des Schildektoderms fehlt an den sehr dicht stehenden Kernen des Schildes III_1 jede Mitose, während sich

Mitosen im Ektoderm der übrigen Schilde in wechselnder, zum Teil sogar in beträchtlicher Menge (III_3) finden. Da die Mitosen in den Zellen der Keimblasen I_1 und III_1 vorzüglich erhalten sind, kann das Fehlen der Mitosen im Schilde selbst nicht etwa durch mangelhafte Konservierung bedingt sein. Es scheint vielmehr, als ob auch im Schilde die Zellteilungen in grossen Gruppen schubweise oder periodisch, aber unabhängig von den Teilungsvorgängen in der Keimblasenwand, vor sich gehen.

Zweifellos wächst die Keimblase gleich nach der ersten Anlage des Schildes rascher als dieser. Hat sie aber eine gewisse Grösse erreicht, dann wächst sie wieder eine Zeit lang im Vergleiche zum Schilde oder Embryo verhältnismässig langsamer, während nun im rasch wachsenden Schilde die weiteren Differenzierungen mit einer gewissen Schnelligkeit und Energie sich abspielen.

So trifft man im Ektoderm eines hier nicht abgebildeten Schildes IV_2, der in Form und Grösse sich mit Schild III_2 nahezu vollkommen deckt, auf etwa jede sechste bis achte Ektodermzelle eine Mitose.

Die Teilungsebenen der meisten Mitosen stehen senkrecht zur Schildoberfläche, ohne dass jedoch zunächst, wie die vollkommen diffuse Vertheilung der Mitosen beweist, ein bestimmtes Vermehrungscentrum oder lokalisierte Vermehrungsherde mit bestimmter Wachstumsrichtung zu erkennen sind.

Dass daneben auch Mitosen mit parallel zur Schildfläche gerichteten Teilungsebenen vorkommen, lehrt ein Blick auf den von Schild IV_3 abgebildeten Medianschnitt. Aber diese Mitosen sind immer in der Minderzahl. Der Schild wächst um diese Zeit unter reger Zellvermehrung vorwiegend in der Fläche. Trotz der alternierend gestellten Zellkerne lässt sich da und dort namentlich an sich teilenden Zellen erkennen, dass eine Zelle die ganze Dicke des Schildes durchsetzt. Viel

weniger häufig sind die Mitosen im Dotterentoderm unter dem Schilde.

Als Grund für das in den Figg. 10—12 von Schild III_1—III_3 auffallende fleckige Aussehen ist möglicherweise die Art der Fixierung $^1/_{10}$% Chromsäure und 4% Salpetersäure, verantwortlich zu machen, jedenfalls rührt dasselbe, wie genauere Untersuchung lehrt, teilweise von sich etwas stärker färbenden Ektodermzellen und teilweise von den unter dem Schilde vielfach mehr kugeligen oder mit zungenförmigen Fortsätzen versehenen Dotterendodermzellen her, wie ich solche in dieser Region auch schon von jungen Embryonalschilden des Schafes abgebildet und beschrieben habe (a. a. O. Fig. 3). Von einer „Deckschichte", die ich zuerst als Ursache dieses auffallenden Aussehens verantwortlich machen zu dürfen glaubte, fehlt, wie die Schnittserien mit Sicherheit zeigen, jede Spur.

Später verdickt sich das Dotterblatt, ähnlich, wie beim Schafe, vorübergehend unter dem Schilde dadurch, dass seine Zellen an Zahl zunehmen und aus der spindelförmigen Querschnittsform in die kubische übergehen. Reisst nun, wie dies auch Bischoff schon richtig angiebt und in Fig. 31 D Taf. V der Entwickelungsgeschichte des Hundeeies zeichnet, das Schildektoderm aus irgend welchen Gründen bei der Präparation von der Keimblase ab, so bleibt eine durch die Verdickung des Dotterblattes unter dem Schilde bedingte zweite Trübung an der Keimblase bestehen.

In diesem Stadium und noch mehr etwas später bedingt also nicht mehr, wie in Serie I, die Verdickung des Ektoderms allein, sondern auch vorübergehend das verdickte Dotterblatt das scharfe Bild des Schildes.

Die Keimblase III_3 war von einer besonders stark entwickelten Gallerthülle eingeschlossen. Deshalb präsentieren sich

die durch das Prochorion gesehenen Details in der Abbildung dieses Schildes in Fig. 12 auch etwas weniger scharf.

Die feinen Fältchen in der Nähe des unteren Schildrandes sind Falten der Gallerthülle. Unter ihnen fällt bei wechselnder Einstellung eine kleine Kerbe K auf, die uns sogleich weiter beschäftigen wird. Sie ist der Grund, warum dieser Schild als letzter in seiner Serie rangiert.

Ausserdem sieht man in der Abbildung noch einige durch die starke Wölbung der Keimblase unvermeidliche Falten in der Umgebung des Schildes.

Ungewöhnlich stark, etwa halbkugelförmig, prominierten einzelne ebenfalls schon schwach oblonge Schilde der Serie IV über die Aussenfläche der Keimblase. Die Fig. 9 giebt den Medianschnitt des weniger stark konvexen Schildes IV_3 in Fig. 6.

Als Beispiele von besonderen an zwei Schilden dieser Serie bemerkbaren Einzelheiten habe ich in Fig. 14 und 15 Schild VI_1 und VI_2, entnommen aus citronenförmigen Keimblasen von 4 mm Länge, deren Prochorion geplatzt war, abgebildet.

Der fast runde Schild VI (Fig. 14) ist an seinem, die Fläche der Keimblase stärker überragenden Pole durch eine schwach gekerbte Linie wie quer abgestutzt und durch eine seichte, sich nach vorne allmählich verlierende Furche von der Keimblase etwas abgeschnürt.

Diese auch schon in Fig. 12 an Schild III_3 bemerkbare seichte in den Schildrand einspringende Kerbe ist in Fig. 15 und 16 an dem mehr ovalen Schild VI_2 besonders deutlich. Sie besitzt eine Breite von 40 μ bei einer Tiefe von 20 μ.

Die stärkere Prominenz des abgestutzten oder gekerbten, oft wie durch eine seichte Furche von der Keimblase abgesetzten Schildrandes findet sich an diesen Entwickelungsstadien, mögen sie in Chromsäure, 4 % Salpetersäure, Sublimat oder Pikrinschwefelsäure fixiert worden sein, stets mehr oder weniger

deutlich ausgesprochen; es kann sich also nicht um ein Artefakt etwa infolge der Fixierung handeln.

Die Kerne der beiden den Schild aufbauenden Keimschichten stehen ebenso wie die Zellen der Keimblasenwand näher und regelmässiger als in den früheren Präparaten. Das ganze Bild macht einen mehr geschlossenen Eindruck und die Schilde sind, abgesehen von dem stärker prominenten gekerbten Ende, in ihrer ganzen Peripherie schärfer gegen die Keimblase abgesetzt.

Die Längsachse des Schildes VI_2 steht genau senkrecht auf der langen Achse der Keimblase.

Der abgestutzte Pol des Schildes VI_1 wird von einer mit ihren Hörnern die hintere Schildhälfte nach vorne etwas überschreitenden sichelförmigen Trübung, deren Peripherie verschwommen gegen die Keimblase zu endet, umgeben Fig. 14.

Vor der Kerbe bemerkt man in Fig. 15 etwas nach links von der Medianlinie eine kleine 10 μ im Durchmesser haltende scharf umrandete Öffnung, welche die rosettenförmig angeordneten Ektodermzellen des Schildes mit vollkommen glatten Flächen umgeben.

Bei Betrachtung von der Keimblasenhöhle aus ist das Loch undeutlicher. Die den Schild durchsetzende Öffnung entspricht bei genauerer Untersuchung mit starken Systemen einem oben und unten weiteren in der Mitte etwas verengten, somit sanduhrförmigen kurzen und wie es scheint etwas schief verlaufenden Kanal, der das ganze Schildektoderm durchsetzt.

Eine ebensolche, 12 μ grosse Öffnung fand ich noch zweimal an ebenfalls ovalen Schilden der Serie IV bei Nr. 9 und 5.

Dass diese Öffnungen keine Artefakte, etwa Stichverletzungen sind, beweist einmal ihr Vorkommen bei gleichen oder nahezu gleichen Entwickelungsformen, weiter ihre Kleinheit und endlich die vollkommen glatten Konturen der sie begrenzenden Zellen.

So liess der schwach ovale 500 μ lange und 450 μ breite Schild IV_5 schon bei schwacher Vergrösserung eine kleine voll-

kommen runde, etwas excentrisch gelegene 12 μ im Durchmesser haltende, scharf begrenzte kreisrunde Öffnung erkennen.

Von einem Primitivknoten oder einem Primitivstreifen fehlte noch jede Spur.

Es gelang den Schild nach Fixation und Tinktion von der ovalen Keimblase abzutragen und ohne jede Falte flach auszubreiten. Das ihn durchsetzende Loch war dann von der Rückenfläche des Schildes deutlicher als von seiner Bauchfläche her zu erkennen.

Dieser Schild wurde in eine lückenlose Querschnittserie von 7 μ dicken Schnitten zerlegt. Auf dem ersten der zwei in den Bereich der Öffnung fallenden Schnitte fällt eine 20 μ grosse sehr flache Vertiefung auf, die auf dem nächsten Schnitte in eine nahezu kreisrunde blasige Erweiterung führt, welche mit einem sehr engen Kanal auf der Unterfläche des Schildektoderms mündet. Das Dotterblatt zieht geschlossen unter dem Schildektoderm weg und steht zu der Perforation in gar keiner Beziehung. (Fig. 13). Die ganze Keimblase ist, wie die Serie auch durch die vegetative Hälfte der Keimblase beweist, schon vollständig doppelblätterig. Die Zellen des Dotterblattes finden sich mit absoluter Sicherheit auch am Gegenpol, liegen aber in der vegetativen Hälfte der Keimblase viel weiter auseinander als am animalen und sind durch lange Ausläufer miteinander verbunden.

Die Serie durch den Schild IV_9 mit Loch und Kerbe ist mir leider missglückt; der Schild hatte sich beim Einbetten gefaltet. Ich bedauere mein Missgeschick umsomehr, als ich vergeblich viele Tiere und viele Zeit geopfert habe, um ein solches Stadium, das, wie es scheint, sehr schnell vorübergeht oder nur ausnahmsweise auftritt, nochmals in die Hände zu bekommen. Um so wertvoller ist der sehr gut konservierte und in toto erhaltene Schild VI_2 als Beleg.

In den Schilden VI_1 und VI_2 ist namentlich das Ektoderm ausserordentlich reich an Mitosen, die stets nur in der oberflächlichsten Lage des nun deutlich zweischichtigen Schildektoderms in diffuser Weise verteilt und mit den Teilungsebenen senkrecht zur Schildfläche orientiert vorwiegend auf deren Flächenwachstum hinweisen.

Auch bei diesen beiden Schilden sind die Mitosen im Dotterblatt nur in sehr geringer Zahl vorhanden. Es befinden sich im Dotterblatt von Schild VI nur acht, in dem von Schild VI_2 nur sechs Mitosen.

Die Zellen und Kerne des Ektoderms stehen nun meist sehr dicht und nehmen parallel den energischen Teilungsvorgängen noch einige Zeit lang ständig an Grösse ab.

Am abgestutzten Pole des Schildes sind nun auch die mehr rundlichen Zellen des Dotterblattes enger aneinander geschlossen.

Dieses engere Zusammenschliessen zusammen mit der etwas dunkleren Tinktion der Dotterblattzellen und nicht etwa, wie ich selbst auf den ersten Blick zu glauben geneigt war, das Auftreten von Mesoderm ist, wie die Serien zeigen, der Grund für solche sichelförmige Trübungen.

Peripher von diesen findet man das Dotterblatt wieder schwächer gefärbt, seine Zellen wieder weiter auseinander liegend. Auch der Schild VI_2 besteht nur aus Ektoderm und Dotterblatt.

Wende ich mich nun zu einem Vergleiche meiner eben geschilderten Befunde mit solchen an gleich frühen Entwickelungsstadien anderer Säugetiere, so ist zunächst eine erfreuliche Übereinstimmung bezüglich des Aufbaues des zweiblätterigen Säugetierschildes zu konstatieren.

Der Embryonalschild aller uns bisher bekannten Säugetiere (Schaf, Schwein, Kaninchen, Meerschweinchen, Igel, Spitzmaus, Opossum, Fledermaus etc.) besteht, abgesehen von allenfallsigen Resten einer Deckschicht, aus zuerst einzeiligen, später doppelt

oder mehrfach geschichteten prismatischen Exodermzellen mit glatter Aussen- und Innenfläche.

Die Ränder des Schildes grenzen sich zuerst nur wenig, später schärfer, entweder mit glatten oder etwas gekerbten Konturen gegen das Ektoderm der Keimblase dadurch ab, dass das dickere Schildektoderm scharf und unvermittelt an das flache Keimblasenektoderm anstösst.

Durch stärkere Wölbung des kalottenförmigen Schildes oder das Auftreten seichter Begrenzungsfurchen am hinteren Schildende kann die Abgrenzung besonders deutlich werden.

Unter dem Schilde und in dessen nächster Umgebung stehen die Zellen des Dotterentoderms stets dichter, als die des Dotterentoderms im Bereiche der Keimblase und tragen so ihrerseits wenn auch nur vorübergehend zu der bei Flächenansicht im Bereiche des Schildes auffallenden Trübung bei.

Ich erwähne aber ausdrücklich, dass man auch Schilde findet, die in toto im frischen Zustande so wenig abgegrenzt erscheinen, dass man sie weder mit unbewaffnetem noch bewaffnetem Auge wahrnehmen kann. Erst nach Fixierung und besonders noch Tinktion kommt ein ganz normaler Schild da zum Vorschein, wo man zuerst an eine abnorm entwickelte oder abortive Keimblase denken konnte.

Kölliker hat in seiner Arbeit über die Keimblätter des Kaninchens eine diesbezügliche Bemerkung gemacht. Ich selbst habe mir, nachdem ich dieselbe Erfahrung beim Schafe, Schweine, Kaninchen und Hunde gemacht hatte, angewöhnt, jede Keimblase zu färben und sie nicht etwa vorher als ,,abnorm“ bei Seite zu stellen.

Dagegen lauten die Angaben über die Ausbreitung des Dotterentoderms verschieden.

Beim Schafe und Hunde fand ich schon die ganz jungen Keimblasen vollkommen doppelblätterig, während beim Kaninchen, der Fledermaus und wohl auch bei anderen Säugetieren

das Dotterentoderm sich erst sehr spät oder gar nicht am Gegenpol der Keimblase schliesst und diese dann überhaupt in wechselnder Ausdehnung vom Dotterblatt frei bleibt.

Als Besonderheiten habe ich bei meinen Hundeschilden, ehe der Schild dreiblätterig wird, zu verzeichnen:

1. die höchst eigenartige Abstutzung des kaudalen, mitunter recht auffallend prominenten Schildrandes und die hier mehrfach beobachteten kleinen, aber stets sehr deutlich auftretenden medianen Kerben mit mehr oder weniger auffallender sichelförmiger Trübung und
2. einen ebenfalls mehrfach beobachteten, die Dicke des Schildes etwas excentrisch nach hinten durchsetzenden Kanal.

Dass die am Hundeschilde beobachteten Kerben keine Artefakte sein können, habe ich schon erörtert.

Schwach gekerbte Schilde, ähnlich wie meine Figuren haben van Beneden und v. Kölliker ausnahmsweise vom Kaninchen gesehen.

Den medianen Kerben ähnliche und möglicherweise mit ihnen identische Kerben sind meines Wissens bei Säugetieren bis jetzt nur einmal von Semon[1]) an Echidnaschilden beobachtet worden.

Er sagt:

„Auf Taf. VIII, Fig. 15 ist eine Keimscheibe von Echidna E 6 in Oberflächenansicht abgebildet. Diese Keimscheibe, wie auch die von E_5 (Fig. 14) erinnert äusserlich ausserordentlich an gewisse Oberflächenbilder der Sauropsidenkeimscheiben. Leider erwies sich dieses interessante Stadium, das von einem meiner Begleiter erbeutet und zunächst wahrscheinlich in eine falsche Flüssigkeit gelegt worden war, als untauglich zur näheren mikroskopischen Untersuchung."

[1]) R. Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien. Bd. II. Monotremen und Marsupialier 1894, pag. 70, Taf. VIII, Fig. 5, 14 u. 15.

Ich brauche wohl kaum zu bemerken, dass ich der Beobachtung dieser „Schildkerben“, wie ich sie nennen will, namentlich im Hinblick auf die sichelförmige Trübung in Fig. 14 eine besondere Bedeutung zuzuerkennen geneigt war. Da aber die genauere Untersuchung die sichelförmige Trübung nur auf eine leichte Verdickung der Dotterblattzellen zurückführte, und meine Versuche, weitere ähnliche Schilde zu bekommen, unglückliche waren, muss ich mich begnügen, diese, wie es scheint nur ausnahmsweise auftretende und rasch vorübergehende Erscheinung zu verzeichnen, ohne weitere Reflexionen über ihre Bedeutung geben zu können.

Es liegt ja nahe bei diesen Kerben und der das Kaudalende des Schildes umgebenden sichelförmigen Furche an die uns namentlich durch Will von Reptilien bekannt gewordene mit der Bildung der Primitivplatte in Zusammenhang stehende „Sichelrinne“ zu denken. Ich wage aber auf ein so geringes Material gestützt nicht eine so wichtige Parallele weiter auszuführen und begnüge mich, da bei dem heutigen Stande unseres Wissens von den ersten Entwickelungsvorgängen bei den Säugetieren jede Kleinigkeit von Bedeutung werden kann, das zeitweilige Vorkommen solcher Kerben zu verzeichnen.

In der gleichen wenig erfreulichen Lage befinde ich mich bezüglich des den Schild durchsetzenden Kanales.

Eine ähnliche Erscheinung haben meines Wissens bisher nur Selenka[1]) an einem eben in Bildung begriffenen Schilde des Opossums und Keibel[2]) an einer Kaninchenkeimblase beobachtet.

Selenka spricht im Texte nicht von einem „Schild“, sondern gebraucht promiscue die Bezeichnungen „Fruchthof“ und „Keimscheibe“.

[1]) Studien zur Entwickelungsgeschichte des Opossum.

Seine Figg. 3 und 4 auf Taf. XVIII, welche ich hier des besseren Verständnisses halber im Texte als Fig. 1 und 2 repro-

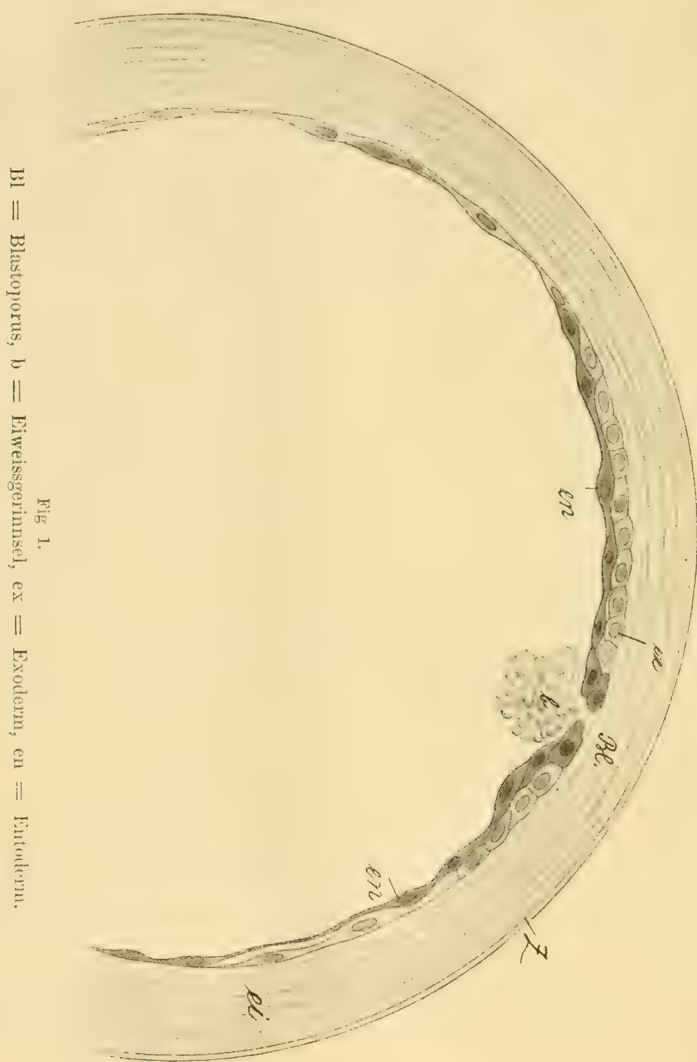


Fig 1.

Bl = Blastoporus, b = Eiweissgerinnsel, ex = Exoderm, en = Entoderm.

duziere, zeigen aber, dass es sich um runde eben in der Anlage begriffene Schilde 10 bis 24 oder 32 Stunden nach Beginn

der Furchung handelt. Denn die ursprünglich kubischen Ektodermzellen der Figg. 3 und 4 nehmen bei Selenka in den Figg. 1—6 auf Taf. XIX Prismenform an.

Etwas hinter der Mitte des Schildes verbindet eine kleine Öffnung die Oberfläche des Schildes mit der Keimblasenhöhle. Am Rande der Öffnung soll sich — so ist es wenigstens durch besondere Bemalung der Zellen markiert — das Ektoderm in das „Entoderm“ (Dotterblatt) umschlagen. Dieses schickt sich eben an den Äquator zu überschreiten.

In den Figg. 1—6 der Taf. XIX ist von einem Kanale im Bereiche des Schildes nichts mehr zu sehen. Im Texte wird ausdrücklich erwähnt, dass der Ort des „Blastoporus“ nicht mehr aufzufinden sei.

Die Öffnung tritt hiernach beim Opossum jedenfalls früher auf als beim Hunde, steht, wie es scheint, zur Bildung des Dotterblattes in Beziehung und schwindet sehr rasch.

Selenka identifiziert diese Öffnung mit einer ebensolchen von ihm an der eben gebildeten Blastula des Opossums gefundenen und von ihm als Blastoporus gedeuteten und hält (pag. 114) „das Loch am Blastoporus“ für eine ganz vorübergehende Bildung, „wie sie entweder durch das Einrücken der „Urentodermzelle“ ins Eiinnere, aber auch durch die während der Zweiteilung verursachte Auseinanderdrängung benachbarter Zellen hervorgerufen wurde“.

Jedenfalls ist in Figg. 9 und 10 der Taf. XVII von der in Figg. 7 und 8 derselben Tafel abgebildeten Öffnung nur noch die kleinere bei a und in Fig. 11 gar keine Öffnung mehr zu sehen, ebensowenig wie in Fig. 2 der Taf. XIX. In Fig. 3 tritt dann wieder eine Öffnung auf. Fig. 4 zeigt eine solche durch eine Zellbrücke des Ektoderms geschlossen und es bleibt, da der Text sich hierüber nicht ausspricht, fraglich, ob es sich um den Verschluss einer schon vorhandenen Öffnung oder eine Neubildung derselben handelt.

Mir bleibt es, da ich an den vielen noch runden zweiblätterige Schilden, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, niemals eine solche Öffnung oder einen Zusammenhang von Dotterblatt mit Ektoderm fand, einstweilen sehr zweifelhaft, ob die später den ovalen Schild durchsetzende Öffnung schlechtweg als eine von der eben in Bildung begriffenen „Blastula“

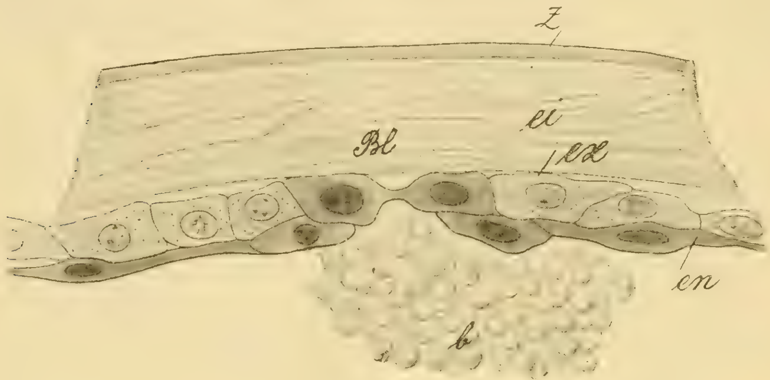


Fig. 2.
Bl = Blastoporus, b = Eiweissgerinnsel, ex = Exoderm, en = Entoderm.

her bestehen gebliebene aufgefasst werden darf, wie das Selenka thut. Ich halte die im Schilde auftretenden Öffnungen vielmehr für neu gebildete.

Auch Keibel[1]) giebt anhangsweise in seiner Arbeit zur Entwickelungsgeschichte der Chorda bei Säugern auf Taf. XXV Figg. 46 a, 46 b und 47 Abbildungen von einem ähnlichen an einer fünf Tage alten Kaninchenkeimblase gemachten Befund. Man sieht in dem Übersichtsbild Fig. 42a noch spärliche Deckzellen über dem Ektoderm der Keimblase. Die Keimblase ist nur etwa bis zum Äquator doppelblätterig.

An einer Stelle treten die dunkel gehaltenen Zellen des Dotterblattes an die Oberfläche der Keimblase und es sind auch

1) a. a. O. pag. 376.

die dicht angrenzenden Ektodermzellen dunkler gefärbt, „so dass eine ganz scharfe Abgrenzung von Ektoderm und Entoderm an dieser Stelle möglich ist“.

Von einer Öffnung ist aber in den stärker vergrösserten Schnittbildern durch diese Stelle in Fig. 46b und 47 nichts zu sehen. Zweifellos deckt sich dieses Stadium beim Kaninchen mit dem eben vom Opossum von Selenka geschilderten, denn Keibel spricht ausdrücklich davon, dass „der Umschlag“ des Ektoderms in das Dotterblatt im „Embryonalbezirk“ gelegen war, aber beide Befunde decken sich in keinerlei Weise mit den Öffnungen im ovalen Keimschilde meiner schon vorher zweiblätterigen Hundekeimblasen, an denen trotz wiederholter sorgfältigster Durchmusterung in keiner Serie ein Zusammenhang zwischen Ektoderm und Dotterblatt des Schildes oder auch nur Andeutungen davon wahrzunehmen waren.

Endlich hat bekanntlich Heape[1]) in Fig. 31 auf Taf. XXX von einem älteren eben dreiblätterig werdenden Maulwurfsschilde einen nach aussen engen sich gegen die Dotterhöhle zu erweiternden ebenfalls etwas kaudal excentrisch gelegenen, im Flächenbilde nicht sichtbaren, Kanal am vorderen Ende des noch kurzen eben in Bildung begriffenen Primitivstreifs abgebildet. Von den etwas verdickten Rändern der Öffnung aus soll einschichtiges Mesoderm entstehen. Es ist umsomehr zu bedauern, dass kein Flächenbild beigefügt wurde, als in der Abbildung von dem in Bildung begriffenen „Primitivstreifen“ in der Figur nur ein paar Zellen zu sehen sind, und meiner Erfahrung nach eine derartige Mesodermbildung bei Säugetieren bislang sonst von niemand beobachtet worden ist. Etwas weiter entwickelte Schilde vom Maulwurf (Fig. 13) zeigen zwar am vorderen Primitivrinnenende eine Verdünnung des Ektoderms aber keine Öffnung mehr. Nach Heape entspricht aber

[1]) The developpement of the Mole. Quarterly Journal. 1883, pag. 428.

die spätere hier zur Ausbildung des neurenterischen Kanals führende Verdünnung des Ektoderms dem früheren Loche; warum, wird nicht weiter ausgeführt. Heape bringt somit den von ihm beobachteten Kanal im Gegensatze zu Selenka in Beziehung zu dem von ihm und mir zuerst und gleichzeitig bei Säugetieren entdeckten aber viel später auftretenden neurenterischen Kanal!

Man sieht, die Bedeutung dieser in verschieden weit entwickelten Embryonalschilden des Opossums, Kaninchens, Maulwurfs und Hundes beobachteten Öffnungen ist noch nichts weniger als vollkommen klar gestellt.

Diese Umstände zwingen zu vorsichtiger Reserve. Ich bin in Zweifel, ob die Öffnungen im Hundeschild mit denen von anderen Autoren gesehenen verglichen werden dürfen und was sie bedeuten.

In nachstehendem beschränke ich mich zunächst nur auf eine Schilderung der Flächenbilder dreiblätteriger Embryonalschilde, deren innere Gliederung später in einem eigenen Kapitel über die Gastrulation und Mesodermbildung erörtert werden soll.

2. Embryonalschilde mit Primitivknoten und beginnender Primitivstreifen- und Kopffortsatzbildung.

Die beiden hierhergehörigen Schilde entstammen der Serie V. Ich habe sie aber ihrer weiteren Entwickelung halber unter No. VII_1 und VII_2 in der Tabelle II und in den Figuren 17 und 18 zusammengestellt.

Bei beiden handelt es sich um ein nur sehr kurze Zeit dauerndes seltenes und für die Mesodermbildung sehr wichtiges Stadium.

Beide Schilde übertreffen die zuletzt beschriebenen und ihre Geschwisterschilde der Serie V um etwa das Doppelte an Grösse.

Der nach rechts etwas ausgebuckelte ovale Schild VII_1, setzt sich kalottenartig mit ziemlich scharfen Rändern gegen die Keimblase ab. Länge 0,80 mm, Breite 0,78 mm.

Als Novum erscheint in seinem Centrum eine bei Flächenbetrachtung diffuse Trübung: der noch wenig scharf begrenzte spätere kraniale oder Hensensche Koten oder mein „Primitivknoten".

Schild VII_2 ist nicht unbeträchtlich kleiner als VII_1 (0,75 mm : 0,65 mm Länge), aber gleichwohl weiter differenziert und setzt sich namentlich am Kopfende mit scharfer Umschlagsfalte gegen die Keimblase ab. Sein zarter eben sichtbarer Primitivstreif endet in einem sehr deutlichen kranialen Knoten und verbreitet sich kaudal zu einer kleinen sichelförmigen Trübung, die den hinteren Schildrand nicht überschreitet.

Ein kaudaler Knoten oder Endwulst ist in der Sichel nicht abgegrenzt. Von einer Primitivrinne findet sich im Flächenbilde keine Spur. Länge des Primitivstreifs inklusive Knoten und Sichel 340 μ; Breite etwa 50 μ. Auch bei diesen beiden Schilden führt die grosse Zahl der vollkommen diffus in der oberflächlichsten Ektodermschichte verteilten Mitosen durch regste Zellvermehrung zur raschen Vergrösserung des Schildes. Die wechselnde Richtung ihrer Teilungsebene weist auf gleichzeitige Dicken- und Flächenzunahme hin. Die Mitosen in der Keimblasenwand sind nicht zahlreicher als in den früheren Stadien.

Von irgend einer hofartigen Trübung um den Schild, einem „Fruchthofe", oder „Mesoblasthofe" wie ich einen solchen zur Zeit des erstens Auftretens des Primitivknotens und Streifens beim Schafe (s. die Figg. 6, 8, 14, 15, 36 und 38 meiner ersten Abhandlung 1884) abgebildet und beschrieben habe, fehlt beim Hunde jede Spur.

Die Mesodermbildung beschränkt sich, wie die später zu besprechenden Schnittbilder lehren, noch auf ihre allerersten Anfänge. Das Mesoderm überschreitet centrifugal in Form zelliger Stränge und vereinzelter Zellen vom Knoten und der Wand des Primitivstreifs geliefert eben in Gestalt der sichelförmigen Trübung den hinteren Schildrand.

Die in der Umgebung beider Schilde sichtbaren Falten sind Artefakte, wie sie nach Abtragung der stark konvexen Keimblasenkuppe ohne die Anlage von hier nicht zu wagenden Radiärschnitten unvermeidlich sind.

Die von nun ab mit aller Sicherheit festzustellende Querstellung der Längsachse des Schildes zur Längsachse der Keimblase erhält sich bis zum Auftreten der bekannten Spiraldrehung, welche der ringförmigen Zusammenkrümmung der Embryo voraus geht. Für den Hund ist dieses Verhalten von Bischoff in den Figg. 42, 43 und ff. a. a. O, gut abgebildet worden. Die damit zusammenhängende Drehung des Embryo und die Parallelstellung mit der Längsachse der Fruchtblase bleibt dann bis zur Geburt bestehen.

3. Embryonen mit weiter entwickeltem Primitivstreifen und Primitivrinne, mit rudimentärem Canalis neurentericus und mit Rücken- oder primärer Medullarfurche (Hensen) bis zum Auftreten des ersten Urwirbelpaares. Deutlicher Ektodermawulst; heller Fruchthof. Serie VIII_1—VIII_5.

Ich verweise bezüglich der Form und Grösse der zugehörigen Keimblasen auf die Tabelle I, S. 452 und die Figg. 4 VIII_{1-3}.

Die Embryonen selbst sind in den Figg. 19—23 abgebildet.

Die Maasse ihrer Primitivorgane sind, soweit sie einigermassen mit Sicherheit zu bestimmen waren, vom fixierten und gefärbten Embryo entnommen, in der nebenstehenden Tabelle notiert.

Tabelle II.

Nr. des Embryonalschildes	Embryonalschild		Prim. Medullarfurche		Primitivstreif		Primitivrinne		Kranialer Knoten		Kaudaler Knoten		Stammzone		Parietalzone		Kopffortsatz		Heller Hof	Dunkler Hof
	lang mm	breit mm	lang μ	breit μ	lang μ	breit μ	lang μ	breit μ	lang μ	breit μ	lang μ	breit μ	lang mm	breit mm	lang mm	breit mm	lang μ	breit μ	μ	μ
VII_1	0,80	0,78	—	—	300	—	100	Nicht zu messen	60	—	Nicht genau abgrenzbar vom Primitivstreifen	Nicht im Flächenbilde abgrenzbar	—	—	—	—	90	?	—	—
VII_2	0,65	0,75	—	—	340	50	110	60	In dem Längenmasse d. Primitivstreifs inbegriffen				—	—	—	—	Nicht zu messen		—	—
VIII_1	2	1,30	600	200	mm 1,20	nicht mit Sicherheit abgrenzbar	—	—	200	130			—	—	—	—			240 →	340 →
VIII_2	3	1,11	mm 1,20	200	1,48 inkl. Kaudalknoten		—	—	210	150			2	1,11	1	1				
VIII_3	3,60	1	1,80	80 vorne 200 hinten	1,48		—	—	200	160			2,80	1,08 vorne, 0,80 an d. Einschnürung	im Kopfgebiete nach vorne nicht mehr scharf abgrenzbar	1				
VIII_4	3,50	1	1,70	200	1,52 inkl. kranial- u. kaud. Knoten	80	—	—	200	160			2,80	1,08 vorne, 0,92 an d. Einschnürung		1,06			250	
VIII_5	3,40	1,12	1,60	150	—	—	—	—	200	150			3,10	1,09 vorne, 0,60 hinten		1,09				680

Der Vergleich des jüngsten dieser Embryonen mit VII_2 ergiebt, abgesehen von der bedeutenden Grössenzunahme auf 2 mm Länge, das Fehlen einer Reihe von Zwischenformen, wie ich sie als birnförmigen Schild mit Primitivstreif und -rinne von ca. 1—2 mm Länge in den Fig. 40, 41 und 50 vom Schafe beschrieben und abgebildet habe, und wie sie uns auch vom Kaninchen und Schweine und anderen Säugerembryonen bekannt sind. Ich habe mich wiederholt bemüht, diese Stadien wegen der am Kopffortsatze ablaufenden Veränderungen zu gewinnen, aber immer vergeblich. Andererseits zeigt der weitere Vergleich meiner Embryonen mit den hierher gehörigen von Bischoff auf Taf. VI seiner Entwickelungsgeschichte des Hundes gegebenen Abbildungen, dass meine Serie VIII ihrerseits wieder eine Lücke ausfüllt.

Der Embryo VIII_1 hat noch die Gestalt eines sich kaudalwärts stark verjüngenden Ovales; VIII_2 zeigt, mir wenigstens, bisher von Säugetierschilden vollkommen unbekannte Verhältnisse. Die übrigen präsentieren sich in der bekannten Schuhsohlenform. Sämtliche Embryonen sind von einer hellen Zone, einer Area pellucida umgeben, die ihrerseits wieder von einem, bei VIII_1 und VIII_2 noch weniger scharf hervortretenden, bei den übrigen Embryonen dieser Serie aber sehr deutlichen dunklen und fleckigen Rahmen, einer „Area opaca“, umschlossen wird.

Bei VIII_1 und VIII_2 ein schönes und ziemlich regelmässiges Oval mit verwaschenen innerem und äusserem Kontur bildend verdrängt dieser „dunkle Hof“ bei VIII_3, namentlich nach links unregelmässig begrenzt, ebenso wie bei VIII_5 den hellen Hof im Kaudalgebiete nahezu vollkommen, während dieser bei VIII_4 ziemlich gut erhalten bleibt und der äussere Kontur des dunklen Hofes einer auf ihre Narbe gestellten Birne gleicht.

Der Grund dieser Trübung ist bei allen fünf Embryonen das Auftreten eines „Ektodermawulstes“ (Kölliker), dessen Struktur und Bedeutung später im Zusammenhange erörtert werden soll.

Eine sehr schmale von v. Kölliker (in Figg. 7 und 9 Taf. I, Keimblätter des Kaninchens) und von van Beneden und Julin (Archives de biologie 1884 Taf. XX Fig. 5) vom Kaninchen abgebildete helle Zone begrenzt innerhalb des hellen Hofes besonders deutlich die vorderen zwei Drittel des Embryos und verliert sich kaudalwärts.

Wie vorsichtig man aber in der Deutung scheinbar vollkommen gleichwertiger Erscheinungen in frühen Entwickelungsstadien sein muss, ergiebt sich daraus, dass dieser beim Kaninchen als „proamniotischer Streifen" bekannte helle Saum, wie die Querschnittserie bei Hunde zeigt, Mesoderm enthält, somit nichts mit einem Proamnion zu thun haben kann.

Der durch besondere Zartheit des Exoderms an dieser Stelle bedingte helle Saum verschwindet, wie der Vergleich mit den übrigen Embryonen der Serie VIII zeigt, sehr bald, indem er unter Dickenzunahme des Ektoderms in dem hellen Hofe aufgeht.

Das birnförmige Kopfende des Embryo VIII_1 ist im Bereiche der primären Medullarfurche im Gegensatze zum Kaudalende auffallend dunkel und setzt sich durch eine scharf markierte Kopffalte gegen die Keimblase ab.

In nächster Umgebung des Schildes findet man noch Reste des in voller Auflösung begriffenen Prochorions in Gestalt dünner, scharf konturierter glasiger Schollen. Das Prochorion schwindet somit an dieser Keimblase auffallend spät und zuerst über dem Schilde; von hier aus schreitet seine Auflösung gegenpolwärts weiter.

Die bei Dorsalansicht scheinbar an ihrem Kopfende ebenso wie bei VIII_2 gegabelte ziemlich breite aber seichte und kurze primäre Medullarfurche flankiert, ohne den Kopfrand selbst zu erreichen, mit ihren hinteren Schenkeln den Knoten.

Bei sämtlichen Embryonen erscheint der kraniale Knoten mit der Basis des nun rinnenförmig geschlitzten oder platten-

artig aufgebogenen „Kopffortsatzes“ in Form einer kerzenflammenartigen Trübung.

Die Primitivrinne springt mit ihrem vorderen Ende tief in den Knoten ein und verflacht sich in gekerbtem Verlaufe, wie das auch in einzelnen Fällen von anderen Amnioten bekannt ist[1]), nach hinten, ohne auf den Kaudalknoten überzugreifen. Dieser ist bei allen Embryonen der Suite VIII sehr deutlich, wenn auch von wechselnder Grösse. In Schild VIII_1 wurde er leider beim Abtragen des Schildes von der Keimblase durch einen Scheerenschnitt halbiert.

Embryo VIII_2 (Länge 3 mm, grösste Breite 1,11 mm) verdient durch sein mir aus eigener Erfahrung bisher ebensowenig wie aus der Litteratur von anderen Säugetierembryonen bekanntes Aussehen besonderes Interesse.

Dieser Embryo ist um einen ganzen Millimeter länger als der vorige dabei aber etwas schmäler als VIII_1 und zerfällt in zwei auch bei den folgenden Embryonen dieser Serie ausserordentlich scharf von einander abgegrenzte Gebiete, die in VIII_1 noch kaum angedeutet waren.

An ein dunkles vorderes dorsalkonvexes Oval schliesst sich bei VIII_2 ein hinteres helleres in den Kaudalknoten auslaufendes flacheres etwa dreieckiges Gebiet.

Die Ausdehnung beider Regionen verhält sich wie 2 : 1. Ich will die dunkle als Stamm-, die helle als Parietalzone bezeichnen. Die Berechtigung dieser Benennung ergiebt ein Vergleich der Embryonen VIII_2 bis VIII_5, der lehrt, dass das dunkle Gebiet in der That zur Stamm-, das helle zur Parietalzone wird.

Die primäre Medullarfurche hat an Länge und Tiefe bei diesem Embryo bedeutend zugenommen. Ihr die Kopffalte

---

1) Kölliker, Keimblätter des Kaninchens. Taf. I, Fig. 8 u. 9.
Kupffer und Bennecke, Photogramme zur Ontogenie der Vögel. Taf. I, Fig. 4.

nahezu erreichendes kraniales Ende erscheint bei Dorsalansicht ebenfalls, wie bei VIII_1, gegabelt. Von einem Kopffortsatz ist in diesem Embryo vor dem kranialen Knoten nichts zu sehen.

Vor dem vorderen Ende der Primitivrinne findet sich eine sagittale schmale Einsenkung auf der Knotenoberfläche. Im Bereiche der Stammzone ist die Primitivrinne bei Flächenbetrachtung sehr wenig deutlich. Primitivstreifen und -rinne werden in der Parietalzone deutlicher.

Stamm- und Parietalzone sind gegen die Keimblase zu scharf abgesetzt. Der ganze Embryo ist wie der vorige noch ziemlich flach. Wie die Querschnittserie ergiebt, wird das Gebiet der Stammzone weniger durch im Embryo selbst vorhandene histologische Ursachen, als durch die stark konvexe Wölbung der Stammzone bedingt.

Die folgenden Embryonen haben, wie ein Blick auf die Tabelle zeigt, ein Längenausmass von etwa $3^1/_2$ mm bei einer grössten Breite von etwas über 1 mm erreicht und überragen mit ihrer stärker konvexen Rückenfläche die Keimblase etwas mehr als die vorhergehenden.

Die in VIII_3 noch guitarrenförmige Stammzone nimmt in VIII_4 und VIII_5 Schuhsohlenform an und erreicht, kaudalwärts weiter greifend, schliesslich den Kaudalknoten, während gleichzeitig ihre in VIII_3 noch wenig scharfe hintere Begrenzung sich deutlicher gegen die Parietalzone absetzt. Im Gebiete der Kopfplatten schmal, verbreitert sich diese bei VIII_3 kaudalwärts mehr und mehr, um, wie ein Blick auf VIII_4 und VIII_5 zeigt, dann wieder parallel der Längenzunahme der Stammzone sich zur eduzieren.

Die Schärfe der Abgrenzung der Embryonen gegen die Keimblase durch den Rand der Parietalzone hat zugenommen.

Die nun 2 mm lange Medullarfurche wird an ihrem vorderen Ende durch besonders steile bei VIII_3 und VIII_5 sehr regelmässig konturirte bei VIII_4 im Kopfgebiete etwas ausgebuchtete Wülste begrenzt.

Auf dem kranialen Knoten des Primitivstreifs erkennt man bei VIII_3 und VIII_5 zwei hintereinander gelegene tiefe aber sehr lange spaltenförmige Einsenkungen [1]), VIII_4 dagegen besitzt nur eine einzige solche. Auch bei diesen Embryonen sind Primitivstreifen und -rinne im Bereiche der Stammzone nur angedeutet und werden erst gegen den Endwulst zu deutlicher.

Der Embryo VIII_5 zeichnete sich durch besondere Plastik und Schärfe seiner Konturen aus. Als Novum erscheint in seiner Stammzone rechts und links, etwas hinter der Mitte der Rückenfurche, aber auffallend weit vor dem kranialen Knoten gelegen, jederseits ein schief nach hinten und aussen gerichteter heller Strich, die erste Andeutung des sich eben differenzierenden ersten Urwirbelpaares. Spuren einer solchen Abgrenzung liessen sich schon in Embryo VIII_4 erkennen.

Vor der Anlage des ersten Urwirbelpaares rechts und links von der Mitte der Medullarfurche bemerkt man in Fig. 22 und 23 eine bis zur Peripherie der Parietalzone reichende diffuse Trübung, die erste Andeutung der Herzanlage.

Um die Parietalzone und den Endwulst der Embryonen VIII_2—VIII_5 fällt eine nach vorne zu sich verjüngende im einzelnen Falle wechselnd deutliche nach vorne bis etwa gegen die Mitte des Embryo reichende Trübung innerhalb des hellen Fruchthofes auf, die bei Embryo VIII_3 und VIII_5 sich peripher in den „dunkeln Hof" verliert, während sie bei den anderen Embryonen dieser Suite deutlich vom hellen Hofe umrahmt wird.

Zwischen den nach hinten sich verflachenden Rückenwülsten der Embryonen VIII_{1-5} erhebt sich der längliche Primitivknoten und verliert sich kranialwärts in einen kurzen „Kopffortsatzwulst".

Auf dem Knoten sinkt die von der Primitivrinne mehr

---

[1]) Auf den Abbildungen sind diese nicht genügend scharf markiert. Sie werden später noch bei entsprechender Vergrösserung abgebildet und besprochen werden.

oder weniger vollkommen abgegrenzte „Primitivgrube“ als sagittale enge Spalte ein, in deren Tiefe man den spaltförmigen Eingang in den neurenterischen Kanal bemerkt.

Die Fruchthöfe und die Ektoplacenta.

Bischoff giebt in seinen Untersuchungen über die Entwickelung des Hundeeies (pag. 121 unter Nr. 21 seiner Ergebnisse) an, dass der gegen den zwanzigsten und einundzwanzigsten Tag nach der ersten Begattung aus einer gleichförmigen Zellansammlung bestehende „Fruchthof“ — in Wahrheit handelt es sich um den Schild — des Hundes sich in seiner Mitte aufhelle und sich nun in einen dunkeln und hellen Fruchthof scheide.

In dem hellen Fruchthofe erscheine die erste Spur des Embryo als eine erst elliptische, dann bisquit-, dann guitarrenförmige Lage von Zellen in dem animalen Blatte.

Siehe hierzu die Figg. 31 C, D, E, F auf Taf. V, sowie 32 C, 33 C und 34 C auf Taf. VI a. a. O.

Ebenso schildert Häckel[1]) unter Hinweis auf die Vorgänge in der Keimhaut des Huhnes und unter Reproduktion der Bischoffschen Abbildungen, wie der „Fruchthof“ beim Kaninchen sich in einen hellen und dunkeln Teil scheide, zuerst elliptisch und dann oval werde. Im hellen Fruchthofe erscheine dann der „Keimschild“.

Diese Angaben widersprechen aber sowohl den Schilderungen von Baers über die erste Anlage des Embryonalschildes in den Keimblasen holoblastischer Haartiere, von der schon auf pag. 439 die Rede war, als meinen eigenen Erfahrungen über das Auftreten der Höfe nach dem Erscheinen des Embryonalschildes und geben mir Gelegenheit darauf hinzuweisen, dass die den Embryonalschild der Säugetiere umgebenden Höfe bezüglich

[1]) Anthropogenie. IV. Aufl. 1891, pag. 284.

ihrer Ursachen durchaus nicht immer genügend scharf in der Litteratur unterschieden werden.

So findet man noch mitunter die Bezeichnung „heller Fruchthof" nicht nur für den ganzen den Embryo umgebenden hellen mesodermhaltigen Rahmen, sondern auch für die dem Proamnion entsprechende mesodermfreie Stelle gebraucht.

Unter dem Namen „dunkler Fruchthof" aber werden meist ganz ungleichwertige Bildungen promiscue zusammengeworfen, die bei oberflächlicher Betrachtung nur das gemein haben, dass sie peripher vom hellen Hofe gelegene Trübungen der Keimblasenwand sind. Ob aber diese Trübungen durch das Auftreten des Mesoderms und Exocöloms oder durch einen Ektodermawulst oder durch beginnende Zotten oder Gefässanlagen bedingt sind, das wird gewöhnlich ebensowenig scharf auseinander gehalten, wie ihre zeitliche Aufeinanderfolge.

Ich habe gezeigt, dass der Schild, wie bei den anderen uns zur Zeit in dieser Hinsicht bekannten Säugetieren, so auch beim Hunde und Schafe lediglich eine durch eine lokale Verdickung des Ektoderms hervorgerufene Trübung ist, an deren Zustandekommen sich vorübergehend auch das Entoderm durch Verdickung beteiligen kann.

Findet sich um den eben sichtbar werdenden Schild noch eine dunklere Zone, so ist diese zunächst nur durch das sich eben aus dem Furchungskugelrest bildende und centrifugal ausbreitende Dotterblatt bedingt. In diesen allerfrühesten Stadien der Schildanlage wird häufig nur die Schnittserie den wahren Sachverhalt aufdecken. Mit dem Augenblicke aber, wo die Keimblase mehr oder weniger vollkommen doppelblätterig geworden ist, ist dann auch diese Trübung verschwunden.

An ihre Stelle kann dann ein „Mesodermhof" treten, hervorgerufen durch das inzwischen gebildete und die Ränder des Schildes überschreitende Mesoderm, das entweder von einer mehr oder weniger deutlichen sichelförmigen Trübung, wie in

Fig. 18 seinen Ausgang nimmt und dann wie beim Kaninchen zuerst als rundliche oder birnförmige Scheibe am Kaudalende des Embryo auftritt, wie die bekannten Figg. v. Köllikers[1]) und van Benedens[2]) zeigen, oder das, wie ich[3]) es vom Schafe beschrieben habe, einen dunklen ovalen Rahmen rings um den Schild bilden kann.

Beim Schafe wird diese von mir als „Mesoblast- oder Mesodermhof" beschriebene Trübung durch die fast gleichzeitig auftretende ausserordentlich frühe Bildung des Exocöloms und der Amniosfalte besonders auffallend.

Hiervon wohl zu trennen ist die durch den sogenannten „Ektodermawulst" oder die „Ektoplacenta" hervorgerufene den Embryo umgebende Trübung, die lediglich durch eine lokale Verdickung des Ektoderms und durch faltige oder warzenartige Hervorragungen bedingt ist, denen sie nebenbei ihr fleckiges oder marmoriertes Aussehen verdankt.

Durch das Studium der Schnittserien bleibt von Fall zu Fall zu entscheiden, in wie weit der „dunkle Hof" einer Säugerkeimblase durch das Vorhandensein eines Ektodermwulstes, oder durch die Anwesenheit von Mesoderm in der Peripherie des Embryo oder durch beide zugleich bedingt sein kann.

Dass eine das Kaudalende des Embryo umfassende Mesodermverdickung allein innerhalb des hellen Hofes Veranlassung zu Trübungen geben kann, ist schon bei der Beschreibung der Embryonen der Suite VIII_2—$_5$ erörtert und abgebildet worden.

Erst viel später tritt beim Hunde, nachdem die frühzeitige Anhäufung des ektodermalen Baumateriales in Gestalt der Ektoplacenta für die beim Hunde noch vor Schluss des Amnios

[1]) Keimblätter des Kaninchens. Taf. I, Fig. 4—9.

[2]) Archiv de Biologie. Bd. V, Taf. XX, Fig. 1 und 3.

[3]) Beiträge zur Entwickelung der Wiederkäuer etc. Arch. f. Anat. und Entwickelungsgeschichte 1884, Taf. IX, Fig. 6, 8, 14, 15, 36 u. 38.

innerhalb sehr kurzer Zeit auftretenden Chorionzöttchen verbraucht worden und im Flächenbilde von einem dunkeln Hofe nichts mehr zu sehen ist, bei Embryonen mit etwa einem Dutzend Urwirbel die Area vasculosa oder der Gefässhof auf, der somit auch nicht, wie bisher vielfach üblich, in allen Fällen einfach aus dem „dunkeln Fruchthofe“ abgeleitet werden darf, denn ein solcher ist z. B. beim Hunde lange vor dem Auftreten des Gefässhofes verschwunden.

Gleichartigere und einfachere Verhältnisse zeigt der „helle Hof“, der stets an das Auftreten eines „dunkeln Hofes“, mag derselbe ein Mesoderm- oder Ektodermhof sein, gebunden ist und stets nur als Kontrasterscheinung diesem gegenüber deutlich wird.

Niemals aber entsteht bei den Placentaliern in ihm, wie bei den Sauropsiden (und Monotremen?), der Embryonalschild nachträglich; vielmehr entsteht immer erst der helle Hof nachträglich um den schon vorhandenen Schild. Der helle Hof wird stets durch die grössere Durchsichtigkeit einer den Embryo direkt umgebenden und nur aus flachen Zellen bestehenden dünnen dreiblätterigen Zone bedingt, von der wieder der bei gewissen Typen, z. B. beim Kaninchen auftretende nur zweiblätterige proaminotische Streifen wohl zu unterscheiden ist.

Ich wende mich nun zunächst zur Schilderung des

Ektodermawulstes und der Ektoplacenta.

Bekanntlich hat zuerst v. Kölliker [1]) bei Kaninchenembryonen von 7 Tagen mit Primitivstreifen aber noch ohne primäre Medullarfurche eine anfangs hufeisen- später aber ringförmig den Embryo umgebende dunkle Zone beschrieben und gezeigt, dass dieselbe durch eine Verdickung des Ektoderms bedingt sei.

---

1) Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. II. Aufl. 1879, pag. 270.

Aus diesem Ektodermawulst oder der „Area placentalis", wie v. Kölliker den Wulst im Hinblick auf seine spätere Bestimmung nannte, befestigt sich bekanntlich der Kaninchenembryo sehr früh, noch vor dem Schlusse des Amnions und der Anlage der ersten Urwirbel an der Uterinschleimhaut.

Diese Area placentalis besteht nach Kölliker zuerst aus einer oder zwei Lagen cylindrischer Zellen.

Van Beneden und Julin[1]) haben diese hufeisenförmige Verdickung des Ektoderms ebenfalls an Kaninchenembryonen ohne Urwirbel aber mit primärer Medullarrinne gesehen und ihre Hufeisenform sowie ihr durch mancherlei Furchen und Wülste hervorgerufenes Aussehen sehr gut abgebildet.

Auch sie geben an, dass das Ektoderm im Bereiche dieser „Zone placentaire" auf mehrere Zellenlagen verdickt sei und später zur Bildung der Placenta foetalis verwendet werde.

Bei Embryonen mit fünf Urwirbeln nehme die Placentarzone an Dicke und Breite zu, ihre Kämme und Falten würden deutlicher und unregelmässiger, beständen aber noch ganz aus Epithel.

Nach van Beneden und Julin nimmt die Zone placentaire die Mitte eines dunkeln Rahmens ein, in dem der Embryo excentrisch nach vorne verschoben liegt (a. a. O. Fig. 4, Taf. XX und Fig. 1 auf Taf. XXI).

Der periphere nach aussen von der Placentarzone gelegene Teil dieses Rahmens heisst: „Zone periplacentaire", der innere nach dem hellen Fruchthofe zu gelegene wird von den belgischen Forschern „Zone centroplacentaire" genannt.

Masius[2]), Duval[3]), Minot[4]), Strahl[5]), Rabl[6]) und eine

[1]) Recherches sur la formation des annexes foetales chez les Mammifères. Lapin et Cheiroptères. Archiv de Biologie. T. V. pag. 402, 1884.

[2]) Archiv de Biologie. T. IX, 1889, pag. 83.

[3]) Le placenta de rongeurs. Journal d'Anat. et Physiol. T. XXV, pag. 309—343, 573—627.

[4]) Minot, Uterus and Embryo. Journ. morph. II, pag, 341—462.

[5]) Untersuchungen über den Bau der Placenta. I. Anlagerung des Eies an die Uteruswand. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1889, pag. 214—230.

[6]) Theorie des Mesoderms. I. Fig. 5, Taf. IX.

ganze Reihe von Autoren haben das Vorkommen des Ektodermawulstes beim Kaninchen bestätigt und zum Teil seine Zusammensetzung aus zwei Schichten, einer tiefen, aus Cylinderzellen bestehenden und einer oberflächlichen sich dunkel färbenden Plasmodial- oder Syncytialschicht beschrieben und abgebildet.

Namentlich Masius hat gezeigt wie schon vor der Anlagerung der Keimblase an die Uterinschleimhaut die oberflächliche Schicht aus der tieferen entsteht und von dem Augenblick der Anlagerung der Keimblase an die Uteruswand an bedeutend zunimmt und eine wichtige Rolle bei der weiteren Entwickelung der Placenta spielt.

Nach van Beneden[1]) verbindet sich bei der Fledermaus ebenfalls das verdickte Epithel der Keimblase mit der mütterlichen Schleimhaut. Etwas verdickt zeichnet auch Frommel[2]) die Ektodermzellen vor dem Amniosverschluss in einer dem Ektodermwulst entsprechenden Zone.

Nach einer Andeutung Keibels[3]) besteht möglicherweise auch beim Igel eine dem Ektodermwulst des Kaninchens entsprechende Bildung, während nach den Figuren desselben Autors[4]) beim Schweine eine Art Ektodermawulst vorübergehend auftritt.

Die beigegebenen Abbildungen sind aber viel zu klein, um eine klare Vorstellung zu ermöglichen und im Texte wird nur gesagt, dass im Bereiche dieser Stellen das sonst einschichtige Ektoderm bedeutend verdickt sei.

Eine geringe Ektodermverdickung durch alternierende Kernstellung und Höherwerden der sonst kubischen Zellen peripher

---

1) E. van Beneden, De la fixation du blastocyste à la muqueuse utérine chez le murin. Bullet. Acad. roy. Belg., 3. série t. XV. Janvier 1888.

2) Frommel, Die Entwickelung der Placenta von Myotus murinus. 1888.

3) Zur Entwickelungsgeschichte des Igels. Anat. Anz. 1888, Nr. 22, pag. 634.

4) Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweines. Morph. Arbeiten. 1893, pag. 53, Fig. 37 q—u, Taf. V.

vom Scheitel der Amniosfalten habe ich auch beim Schafe an der Stelle bemerkt, wo fast gleichzeitig oder doch nur kurze Zeit nach dem Amniosverschluss auf dem amniogenen Chorion die ersten Epithelzöttchen entstehen. Ich habe von diesen Verhältnissen in Fig. 5. Taf. VI meiner Abhandlung eine schematische Abbildung gegeben[1]).

Nach Fleischmann[2]) scheint eine Art Ektodermwulst kurze Zeit an der Keimblase der Katze zu bestehen, denn er schildert eine aus verlängerten einschichtigen Ektodermzellen bestehende, den Schild umschliessende Zone, aus der sich dann ein Zottenwall entwickelt, dessen Zöttchen in die Uterusdrüsen einwachsen.

Wahrscheinlich wird sich demnach das vorübergehende Auftreten eines in Bau und Ausbildung bei den einzelnen Species nicht unbeträchtlich schwankenden Ektodermwulstes als ein bei den placentalen Säugetieren viel verbreiteteres herausstellen, als man zur Zeit annimmt.

Über die Ausbildung und Bedeutung eines Ektodermwulstes beim Hunde liegen bislang keine Angaben vor.

Ich finde bei meinen Hundeembryonen, wie ein Blick auf meine Bilder lehrt, den Ektodermwulst in der Serie VIII in Form eines schönen, dunkeln, ovalen, den Embryo umgebenden Rahmens, an welchem aber keine centroplacentare, periplacentare und placentare Zone wie beim Kaninchen deutlich ausgeprägt ist. Fig. 19—23.

Auch in seinem feineren Bau weicht der Ektodermwulst des Hundes nicht unwesentlich von dem des Kaninchens ab,

---

1) Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer etc. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1889.

2) Embryologische Untersuchungen. H. 1. Einheimische Raubtiere. 1889, pag, 5.

soferne er niemals die beträchtliche Entwickelung wie beim Kaninchen erreicht und nur sehr kurze Zeit besteht.

Die Flächenbilder von VII_1 und VII_2 liessen noch keine Andeutung eines hellen und eines dunkelen Hofes oder Ektodermahofes erkennen. In den Schnittserien aber fanden sich doch schon die ersten Spuren des Ektodermwulstes in Form einer in einiger Entfernung vom Schilde gelegenen Ektodermverdickung. Die Keimblase peripher vom Schildrande ist noch zweischichtig und das Mesoderm schickt sich eben an den kaudalen Schildrand zu überschreiten. An den einschichtigen Zellen des Dotterblattes fällt nach links in der Figur der jüngst von Hammar[1]) auch am Dotterblatt des Kaninchens beschriebene „Grenzsaum" ihrer Basalflächen auf. Fig. 24.

Im Bereiche des späteren Ektodermwulstes haben die Ektodermzellen deutliche Prismenform angenommen und befinden sich in lebhaftester Vermehrung. Dabei sind die Zellen jetzt schon von ungleicher Länge. Die längeren legen sich vielfach mit ihren kolbig aufgetriebenen Enden über die kürzeren Nachbarn und können so im Schnitte, wie bei * * in der Figur ersichtlich, abgekappt werden.

Vielfach erscheint das freie Ende der Zellen in finger- oder zungenförmige Fortsätze ausgezogen, die in das in Auflösung begriffene Prochorion eintauchen, dessen Reste in Gestalt äusserst feinkörniger, wolkiger Niederschläge, auf deren naturgetreue Wiedergabe in der Figur ich aus Mangel an Technik verzichtet habe, dem Ektoderm aufliegen.

Es macht schon jetzt den Eindruck, als ob einzelne Zellen da und dort aus dem Verbande ihrer Nachbarzellen ausgeschaltet und nach der freien Fläche des Ektoderms verlagert wurden.

---

[1]) Über eine allgemein vorkommende primäre Protoplasmaverbindung zwischen den Blastomeren. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 49, pag. 92, Fig. 24, Taf. VI.

Der Leib der Ektodermzellen erscheint jetzt schon an manchen Stellen genetzt, wie von Vakuolen durchsetzt. Die gleich zu erwähnenden Einschlüsse fehlen aber in den Zellen des Ektoderms in den Serien VII_1 und VII_2 noch vollkommen.

Entsprechend der in der Entwickelungsreihe zwischen VII_1 und VII_2 und der Suite VIII bestehenden Lücke zeigt das Flächenbild aller Embryonen dieser Suite einen beträchtlichen Fortschritt durch einen wohl ausgebildeten dunkeln Rahmen um den Embryo, dem in den Schnittserien eine sehr auffällige Ektodermverdickung entspricht. Fig. 25.

Das einschichtige, aus flachen Zellen bestehende Mesoderm reicht nun in allen hierher gehörigen Embryonen peripher bis etwa unter die Mitte des Ektodermwulstes. Die Zellen des Dotterblattes sind unter dem Wulste durchweg platt.

Die Zellen des Ektodermwulstes sind nun zu wechselnd lange Prismen ausgewachsen, an denen man drei deutlich gesonderte Zonen unterscheiden kann. Auf die kernhaltige dunkle Basal- oder Kernzone folgt eine helle, spongiöse mit zahlreichen, wechselnd grossen runden Tröpfchen erfüllte Region, von der bei der Schilderung der Schicksale des Prochorions weiter die Rede sein wird, und auf diese das kolbig verdickte etwas gequollene, sich dunkel färbende homogene freie Zellenende. Ausserdem findet man vielfach zwischen den Zellen des Ektodermwulstes grössere dunklere Zellen, R, vereinzelt oder in Gruppen von zwei bis fünfen mit einem bis zu sechs Kernen und sehr deutlichen Kernkörperchen. In diesen fällt ausnahmslos ein kleines, sich besonders intensiv färbendes Korn auf. Niemals habe ich in den mehrkernigen Zellen Mitosen gefunden.

Genauere Untersuchung zeigt, dass diese Riesenzellen des Ektodermwulstes, wie ich sie nennen will, entweder der freien Fläche des Epithels kappenartig aufliegen oder wie

in Fig. 25 gleichsam mit zugeschärften Basalenden zwischen die Prismenzellen des Wulstes eingekeilt sind oder besser gesagt, zwischen ihnen in die Höhe quellen. Sie treten also aus dem Verbande mit ihren Nachbarn heraus und lagern sich über dieselben.

Ähnliche oder dieselben Zellen hat v. Kölliker im Ektodermwulst des Kaninchens gesehen[1]), aber, wie es scheint, nicht auf Schnitten untersucht.

Er möchte sich in betreff dieser Bildungen vorläufig einer gewissen Zurückhaltung befleissen und es von weiteren Untersuchungen abhängig machen, ob dieselben wirklich vielkernige Zellen sind, die später, wie er anzunehmen geneigt ist, in die kleinen Zellen der ausgebildeten Ektodermwucherungen zerfallen.

Dagegen hat sie Masius im Ektodermawulst des Kaninchens in Fig. 1 und 4, Taf. I seiner Arbeit im Schnitte abgebildet. Sie scheinen dort aber schon in dieser frühen Zeit (Embryo mit Primitivstreif, aber noch ohne primäre Medullarfurche) viel massenhafter als beim Hunde vorhanden zu sein. In meinen Präparaten findet sich auf etwa der gleichen Schnittlänge wie in Fig. 4 von Masius höchstens der dritte Teil dieser Zellen.

Beim Hunde veranlassen diese vereinzelt oder in Gruppen auftretenden Riesenzellen sicher nicht, wie Kölliker anzunehmen geneigt ist, die Bildung des Ektodermwulstes, denn dessen Anlage ist schon erkennbar, ehe die Riesenzellen auftreten, ausserdem sind sie dazu viel zu wenig zahlreich. Dagegen spricht auch ihre oberflächliche Zahl. Der Ektodermwulst des Hundes bildet sich vielmehr infolge der beschriebenen Formveränderung der Ektodermzellen in einem bestimmten Gebiete und als Resultat ihrer regen mitotischen Vermehrung.

---

1) Keimblätter des Kaninchens, pag. 21.

Die Riesenzellen halte ich einfach für eine Begleiterscheinung der lebhaften zur Ausbildung des Wulstes führenden Wucherungsvorgänge. Das reichlich in kürzester Zeit in der Fläche admassierte Material beginnt sich zu schichten. Die aus dem Verbande ausgeschiedenen Riesenzellen lassen vielfach noch die Erscheinungen der direkten Kernteilung erkennen, gehen aber schliesslich durch Auflösung zu Grunde.

Die in den Flächenbildern Fig. 19—23 im Bereiche des Wulstes auffallenden wolkigen Trübungen werden durch kleine wulstartige Verdickungen des Ektoderms und kleine Anhäufungen von Riesenzellen veranlasst.

Die innere Grenze des Ektodermwulstes ist bei allen Embryonen der Suite VIII gegen den hellen Fruchthof zu im Schnitte deutlich ausgesprochen. Im Bereiche des hellen Fruchthofes besteht das Ektoderm nur aus einer einzigen Lage kubischer Zellen unter denen das ebenfalls aus einer einzigen Schichte flacher Zellen bestehende Mesoderm und das Dotterblatt hinzieht.

Nur das Kaudalende der Embryonen VIII, wird von einer etwas dickeren Mesodermlage umfasst, welche die schon beschriebene im hellen Fruchthofe gelegene Trübung veranlasst. Siehe die Figg. 20—23.

Peripher gegen das Ektoderm der Keimblase ist der Ektodermawulst schon bei VIII_1 weniger gut abgegrenzt.

Bei den Embryonen VIII_{2-5} dagegen findet sich eine periphere Grenze des Wulstes überhaupt nicht mehr vor, sondern dieser verliert sich[1]) in eine die ganze spindelförmige Keimblase gürtelförmig umgreifende, aus kurz- bis langcylindrischen Zellen bestehende verdickte Ektodermzone, in welcher dieselben kleinen Wülstchen und Riesenzellen unter dem Mikroskop zu bemerken sind wie im Bereiche des Ektodermwulstes selbst.

[1]) In den Figuren 19—23 ist die periphere Grenze des Ektodermwulstes zu scharf markiert.

Namentlich am Gegenpol fallen solche Trübungen auf. Nur im Bereiche der Keimblasenspitzen sind die Ektodermzellen niedrig geblieben und fehlen die Riesenzellen.

Der Ektodermwulst des Hundes ist also im Gegensatze zu dem des Kaninchens keine scharf begrenzte Ektodermverdickung, sondern er bildet in eine gürtelförmig die ganze Keimblase umgreifende Ektodermverdickung übergehend mit dieser zusammen die Ektoplacentarzone, in der bereits das Material zur Bildung der Ektodermzotten für die spätere Placenta zonaria aufgestapelt liegt. Mit dem Augenblicke der völligen Beseitigung des aufgelösten Prochorions entstehen aus diesem Material bei Embryonen von 7—14 Urwirbeln fast mit einem Schlage in kürzester Zeit die Epithelzöttchen, noch vor oder gleichzeitig mit den Amniosfalten. Nun findet man zwischen dem vollkommen erhaltenen Uterusepithel und dem Ektoderm die gequollenen von Vakuolen durchsetzten und in Auflösung begriffenen Riesenzellen, die von nun ab immer seltener werden und schliesslich alle zu Grunde gehen.

Die für das mit scheibenförmiger Placenta ausgestattete Kaninchen richtige Bezeichnung „Area placentalis“ für den Ektodermawulst wäre also für den Hund eine unzureichende, soferne sie nur dessen Ektodermawulst, nicht aber die ganze gürtelförmige Ektoplacenta desselben berücksichtigen würde.

Mit der Verwendung des Zellmateriales der gürtelförmigen Ektoplacenta zur Zottenbildung schwindet natürlich auch der Ektodermwulst im Flächengebilde. In den Querschnittserien findet man bei Embryonen mit ca. 7—8 Urwirbeln nur noch durch alternierende Kernstellung in den noch hoch cylindrischen Zellen, namentlich in der Umgebung der ursprünglich soliden knospenförmigen Epithelanlagen, Andeutungen an die frühere Verdickung. Fig. 27.

Ferner sind die Zellen der Wulstreste nun vollkommen durchsichtig geworden und ihre früher so massenhaften Inhaltskörper sind bis auf geringe Spuren ebenso wie die kolbig verdickten freien Enden und die scharfen Zellgrenzen verschwunden.

Häufige Mitosen deuten auch jetzt noch in den Zottenanlagen wie im Ektoderm zwischen solchen auf rege Zellvermehrung. Gleichzeitig nehmen die Fruchtblasen beträchtlich an Grösse zu.

Der freien glatten und scharf begrenzten Fläche des Ektodermwulstes sitzen noch da und dort vereinzelte Riesenzellen auf. Ihr Chromatinnetz ist aber vollkommen aufgelöst, ihre Kerne färben sich difus, ihre Zellkörper sind stark gequollen, blass und von grossen Vakuolen durchsetzt — alles zusammengenommen ein unzweifelhaftes Bild fortschreitender Auflösung. Fig. 26 R.

Da und dort findet man auch zwischen Uterusepithel und Ektoderm als die letzten Spuren der zu Grunde gehenden Riesenzellen deren freie von Protoplasmawölkchen umgebene grosse geblähte blasse Kerne. Sie sind leicht von den um diese Zeit ebenfalls an dieser Stelle vorkommenden kleineren und sich stärker färbenden Leukocytenkernen zu unterscheiden. Fig. 27.

Bei Embryonen mit ca. 15 Urwirbeln ist keine Spur eines Ektodermwulstes mehr zu finden. An seine Stelle sind, wie die Schnittserien zeigen, nun massenhafte Epithelzöttchen getreten und leiten eine neue Phase der Verbindung zwischen Uterusschleimhaut und Fruchtblase ein, über welche später noch einige Angaben gemacht werden sollen.

Bei der fundamentalen Bedeutung, welche die bezüglich ihrer Herkunft zur Zeit noch strittige „Plasmodialschichte“ der Kaninchenektoplacenta für die Auffassung der späteren Placenta besitzt, halte ich den sicheren Nachweis, dass beim Hunde, nach Masius auch beim Kaninchen, die Plasmodialschicht eine Bildung des Ektoderms und nicht des Uterusepithels ist, für wichtig. Während diese Schichte aber bei der Placen-

tation des Kaninchens, wie es scheint, eine weitere Ausbildung erfährt, tritt sie beim Hunde als geschlossene Schichte überhaupt nicht auf, sondern wird nur in Gestalt vereinzelter Riesenzellen und Riesenzellenhaufen angelegt, bleibt aber rudimentär und geht nach sehr kurzem Bestande bei noch vollkommen intaktem Uterusepithel zu Grunde.

Es wurde schon bemerkt, dass die Keimblasen des Hundes bis zu einer Länge von 5 mm von dem verdünnten Oolemma und einer diesem äusserlich aufsitzenden, wechselnd dicken, im allgemeinen aber recht zarten Gallertschichte, somit von einem richtigen

Prochorion

im Sinne von Hensen umschlossen sind. Über die Herkunft, den Bau und die weiteren Schicksale dieser accessorischen Eihülle beim Hunde gelang es mir, Folgendes festzustellen.

Einen unerwarteten Einblick in die mir anfangs unverständlich gebliebene Beschaffenheit des Prochorions eröffnete die mikroskopische Untersuchung gefärbter sehr junger Keimblasen der Serie I, welche behufs Abspülung kurze Zeit in Wasser lagen, und deren eine ich in Fig. 5 abgebildet habe.

Es zeigte sich nämlich, dass das mir schon mehrfach auch an älteren Keimblasen des Hundes aufgefallene trübe, unebene oder streifige Aussehen zum Teil hervorgerufen wurde durch eine grosse Anzahl frei im Wasser flottierender, drehrunder und glasig-durchsichtiger unverästelter Zöttchen, die vorher einfach der Länge nach mit der Oberfläche des Prochorions, von der sie ausgingen, verklebt gewesen sein mussten, da von ihnen nichts zu sehen war.

Die Fig. 5 giebt von diesen fadenförmigen, ca. 5—15 μ dicken und 30—90 μ langen, schwach gekrümmten oder geraden

Zöttchen und ihrer Menge einen besseren Begriff als eine lange Beschreibung.

Die Abbildung ist bei wechselnder Einstellung gezeichnet, und man sieht demgemäss den noch kleinen Embryonalschild und die Kerne der Keimblase durch das Prochorion durchschimmern.

Auffallend war, dass die vollkommen homogenen Fäden an ihren freien Enden nicht scharf begrenzt, sondern wie verwischt oder abgerissen aufhörten. Die Verteilung der Zotten war, wie aus der Zeichnung ersichtlich, auf der ganzen Aussenfläche des Oolemmas eine ziemlich gleichmässige. Nur die mit × × bezeichneten beiden Pole der Keimblase, welche ohne direkte Berührung mit der Uterinschleimhaut frei im Cavum uteri lagen, erwiesen sich als zottenärmer bezw. gänzlich zottenfrei.

Auch an Keimblasen anderer Eiserien konnten solche fadenartige Zöttchen, wenn auch nicht immer mit derselben Deutlichkeit, so doch sicher nachgewiesen werden. Sowie die Keimblasen aus dem Uterus entfernt sind, verkleben nämlich die Zöttchen der Länge nach mit der Oberfläche des Prochorions und werden dadurch selbst mehr oder weniger undeutlich, während sie auf der Aussenfläche der Gallertschicht ein streifiges oder netzartiges Aussehen hervorrufen können.

In mehreren Fällen entpuppten sich die zuerst für abortive Keimblasen gehaltenen zerknitterten Bläschen als geplatzte und zusammengefallene leere Prochorien, aus welchen die zarten und durchsichtigen Keimblasen ausgetreten sein mussten, ohne dass ich sie zu Gesicht bekommen hatte.

In anderen Fällen dagegen war das Prochorion, dessen Konsistenz man sich als die einer zähen Gallerte wird vorstellen dürfen, geplatzt und an der Uterinschleimhaut hängen geblieben, ohne dass es mir gelang, die äusserst zarte und durchsichtige Hülle an derselben aufzufinden. In solchen Fällen entbehrten die Keimblasen natürlich einer Hülle.

In Querschnitten durch die vom Prochorion umhüllten Keimblasen sieht man die spindelförmigen, grosskernigen Dotterblattzellen und die kleineren kubischen Ektodermzellen von dem in Karmin ziemlich intensiv gefärbten, nach innen deutlich, peripher weniger scharf begrenzten Oolemma umhüllt. Fig. 7 und 8.

Der Querschnitt des nun 4—6 μ dicken Oolemmas hat im Vergleich zu seiner Dicke in dem Eierstocksei, die etwa 8 bis 12 μ beträgt, durch die Grössenzunahme der Keimblase gedehnt, nicht unwesentlich abgenommen. Gleichzeitig scheint das Oolemma, in seiner Konsistenz etwas verändert, weniger fest zu sein.

Auf dem Oolemma erkennt man die schwächer gefärbte Gallerthülle mit ihren warzen- oder zungenförmigen Hervorragungen Z, die den durch den Schnitt in wechselnder Höhe abgekappten einzelnen oder konfluierenden Basalenden der Zöttchen entsprechen.

Zwischen diesen Zotten treten, namentlich an den noch kugeligen Keimblasen, mehr körnige, polymorphe, glänzende Gerinnsel auf, die an die weiter unten berührte Abbildung von Bischoff von Zottenanfängen auf der Zona pellucida der Hundekeimblasen erinnern.

Vielfach findet man die Zöttchen zu cotyledonenartigen Gruppen vereinigt, die zusammen mit reichlicherer Anhäufung der oben erwähnten Niederschläge die bei Flächenansicht auffallenden fleckigen Trübungen an der äusseren Fläche des Prochorions bedingen.

Flächenbetrachtung gefärbter, noch im Prochorion eingeschlossener, Keimblasen bei starker Vergrösserung zeigt ausser den Zöttchen sehr häufig eine sehr feine polygonale Felderung der Gallertschicht, den Abdruck der freien Epithelflächen der Uterinschleimhaut. Fig. 28. Wenigstens stimmt die Grösse dieser Felder

auf der Gallertschicht genau mit der Grösse der freien Epithelflächen überein. Fig. 28.

Weder frisch noch nach Färbung ist an den Zöttchen der Gallertschicht eine Spur irgend welcher Struktur oder von Zellen oder Kernen zu erkennen. Nur ausnahmsweise sieht man ihnen manchmal intensiv gefärbte Kerne mit verwaschenen Protoplasmaresten aufsitzen, die aber nichts anderes sind, als an den Zotten klebende, gequollene und in Auflösung befindliche, in der Uterushöhle vorhandene Leukocyten.

Diese Ergebnisse bringen mich, so gut sie in mancher Hinsicht mit den Angaben Bischoffs übereinstimmen, doch wieder in mancher Hinsicht in einen gewissen Gegensatz zu diesem hochverdienten Forscher.

In der Zusammenfassung seiner Ergebnisse betont Bischoff richtig, dass die Zona pellucida des Hundes sich beim Wachsen des Eies bedeutend ausdehne, dadurch ihre beiden Konturen verliere und zu einer sehr feinen, textur- und strukturlosen Membran werde. Irrigerweise aber fügt er bei, dass sie allein die „äussere Eihaut" bilde, und dass das Hundeei weder im Eileiter noch im Uterus eine „Eiweisshülle" erhalte.

Das erste Auftreten der Zotten, welche nach Bischoff, sowohl beim Kaninchen wie beim Hunde, nicht der Gallertschicht, sondern der Zona pellucida angehören, wird von der schon stark elliptischen Keimblase einer 19 Tage und 7 Stunden nach der ersten Begattung getöteten Hündin (No. LXII, pag. 60 und Fig. 30 A u. C auf Taf. IV) beschrieben und bei mittlerer Vergrösserung abgebildet. In der Figur zeigen die „Zottenanfänge" auf der „Zona" ein körniges, fast krystallinisches Aussehen. Im Texte werden sie mit den Zotten auf der Zona der Kaninchenkeimblase verglichen.

Mir scheinen diese „Zöttchenanfänge" gleichwertig mit den oben von mir erwähnten körnigen Niederschlägen. Die eigentlichen Zöttchen sehen ganz anders aus und treten nebenbei viel

früher auf, als Bischoff angiebt, der sie beim Hunde erst an 2 Pariser Zoll — soll heissen Pariser Linien, wie richtig in der Tafelerklärung steht — grossen, stark elliptischen Keimblasen beobachtete, sie a. a. O. pag. 61 für die Anfänge der sog. Chorionzotten hält und sie als äussere Auflagerungen auf die Zona betrachtet.

Ob Bischoff ausser den in Fig. 30 C abgebildeten „Zottenanfängen" die wirklichen von mir in Fig. 1 abgebildeten „Zotten" des Prochorions überhaupt gesehen hat, bezweifle ich, denn der gewissenhafte Forscher hätte dann doch wohl eine Abbildung von diesen auffallenden Bildungen gegeben.

Mit der bei weiterem Wachstum der Keimblasen alsbald auch äusserlich sichtbar werdenden Anschwellung des Uterus wird dann nach Bischoff die Verbindung zwischen Ei und Uterus eine sehr innige, die es von da ab, bei der äussersten Feinheit der äusseren Eihaut, absolut unmöglich macht, die Eier unverletzt aus dem Uterus herauszubringen.

Dies ist ganz richtig; aber zur Zeit, wo die Fruchtkammern äusserlich sichtbar werden, ist an den inzwischen wieder citronenförmig gewordenen Keimblasen von 1—2 cm Länge, wie meine Schnittserien aufs klarste beweisen, das Prochorion von der Embryonalseite beginnend bis zum Gegenpol der Keimblase vollkommen aufgelöst und verschwunden. Die auch in den schematischen Abbildungen über die Eihäute des Hundes zum Ausdruck gebrachte Meinung Bischoffs, dass sich das Oolemma bis zur Ausbildung des Gefäss- oder Allantochorions erhalte, und dass die gefässhaltigen Chorionzotten in die Zöttchen des Prochorions einwachsen, erweist sich als ein durch den Standpunkt der damaligen Technik leicht begreiflicher Irrtum. Das Zerreissen der 1—2 cm langen Keimblasen beruht vielmehr, nach Auflösung des Prochorions, auf der durch das Einwachsen der zarten und nackten epithelialen Ektodermzöttchen in die Uterus-

schleimhaut gegebenen innigeren Verbindung zwischen Keimblase und Uterus.

Über die Herkunft der Prochorionzotten blieb Bischoff ebenso wie alle späteren Untersucher dieser seltsamen Bildungen seiner eigenen Aussage nach im Unklaren, denn er sagt auf pag. 96: „Auf der Zona oder der äusseren Eihaut entstehen die Zotten als ein Ansatz organischer Elemente in eigentümlicher Form“ und fährt pag. 70 fort: „Der ganze Vorgang dieser Entwickelung aber erscheint als ein eigentümlicher, für welchen ich keine Analogie anzugeben vermag.“

In den später erschienenen historisch-kritischen Bemerkungen zu den neuesten Mitteilungen über die Entwickelung der Säugetiereier, München 1877, kommt Bischoff, pag. 68, auf seine früheren Angaben zurück und bemerkt, dass er die Entwickelung der Zöttchen auch auf der äusseren Eihaut von Keimblasen des Fuchses beobachtet habe. „In diese Zotten bilden sich später auch die Gefässe der Allantois zur Bildung der Pars foetalis der Placenta hinein.“

Nach meinen Untersuchungen besteht die Gallertschicht auf dem Oolemma junger Hundekeimblasen aus dem Sekret der Uterusschläuche, und die „Zöttchen“ sind nichts anderes als im Zusammenhang mit der Gallertschicht aus den Mündungen der Schläuche herausgerissene zähflüssige Sekretfäden.

Strahl[1]) hat bekanntlich zuerst mit voller Sicherheit festgestellt, dass, wie früher schon Bischoff angab, in der Uterusschleimhaut der läufigen oder kurze Zeit trächtigen Hündin und Füchsin zweierlei Drüsenformen bestehen. Kleine Drüsen, die sog. Krypten, umgeben in grosser Zahl, dicht gedrängt stehend, die Uteruslichtung. Zwischen ihnen münden die weniger zahl-

[1]) Untersuchungen über den Bau der Placenta. I. Die Anlagerung des Eies an die Uteruswand. Arch. f. Anat. u. Physiol,, 1888, 1889, 1890.

reichen langen, bis unter die Muscularis uteri reichenden bekannten Schläuche.

Die Richtigkeit dieser Angaben kann ich an Hundeuteris aus der hier in Frage kommenden Trächtigkeitsperiode vollauf bestätigen. Nur sind in meinen Präparaten die Mündungen der Krypten vielfach noch offen, während sie schon ganz kurze Zeit später, wie Strahl, Heinricius[1]), Lüsebrink[2]) und Duval[3]) übereinstimmend richtig angeben, durch Verschluss ihrer Mündungen in kleine Epithelblasen umgewandelt werden.

Das Uterusepithel, in allen meinen Schnitten durchweg wohlerhalten, besteht aus cylindrischen oder kubischen Zellen.

In meinen Präparaten sind nun, so lange ein Prochorion besteht, die erweiterten Mündungsstücke der grossen gewucherten Uterusschläuche mit einem vollkommen glashellen homogenen Sekretpfropfe erfüllt, der im weiteren Verlaufe der Drüse in ein mehr körniges oder netzförmiges Gerinnsel übergeht und sich in den angewandten Tinktionsmethoden genau so färbt, wie die Gallerthülle des Oolemmas und deren Zotten. Auch in Bezug auf Lichtbrechung, Konsistenz und das Ausmass verhält sich das koagulierte Drüsensekret ganz ebenso wie die Gallertzotten.

An Stellen, wo die Keimblasen lagen, sind, darauf möchte ich besonderes Gewicht legen, die Drüsenmündungen in wechselnder Ausdehnung sekretleer, während im weiteren Umkreise die Lichtungen wieder Sekret enthalten, das zum Teil deutlich in dünnen Schichten auf die freie Epithelfläche überfliesst.

Ähnliche, wenn auch minder auffallende Sekretfüllung der Uterinschläuche findet man auch an den Drüsen der zwischen

---

1) Heinricius, Untersuchungen über Struktur und Entwickelung der Placenta des Hundes. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 33, 1889, pag. 14.

2) Lüsebrink, Die Entwickelung der Zotten der Hundeplacenta. Anat. Hefte, Bd. 1, Nr. 2, 1891.

3) M. Duval, Le placenta des carnassiens. Journal d'anat. et de la physiol., 1893.

den Keimblasen gelegenen Schleimhautstrecken. Von dem Plane, die Keimblasen in situ und die „Zotten" des Prochorions im Zusammenhange mit den Uterindrüsen im Schnitte zu bekommen, musste nach einigen misslungenen Versuchen wegen der Kostbarkeit des Materials und der Unmöglichkeit, die Lage der Keimblasen äusserlich zu bestimmen, bei der bedeutenden Länge des Hundeuterus abgesehen werden.

Man wird sich demnach die Bildung der Gallertschicht und ihrer Zotten an Hundekeimblasen folgendermassen vorstellen müssen:

Die in den Uterus eingetretene und nach Abstreifung der Diskuszellen nur noch vom Oolemma umhüllte Keimblase streift auf ihrer Wanderung durch das Cavum uteri bis zur bleibenden Anheftungsstelle das schleimige oder gallertige, jedenfalls zähflüssige und klebrige Sekret der Uterinschläuche ab und erhält so eine, im Vergleich zum Eileiterei des Kaninchens, allerdings nur dünne Gallerthülle.

Hiermit stimmt, dass die nur kurze Zeit und mehr tubarwärts im Uterus gelegenen Keimblasen einer Serie eine dünnere Gallertschicht besitzen, wie die mehr cervikalwärts und längere Zeit im Uterus gelegenen. An der späteren Anheftungsstelle angekommen, bleiben die Keimblasen liegen; das Sekret der Uterusschläuche kann sich ungestört auf dem Oolemma ansammeln und staut sich gleichsam bis in die Drüsenmündungen hinein.

Die Zöttchen sind also, streng genommen, ein Artefakt, hervorgerufen durch Zerreissung der Sekretströmchen der Uterusschläuche, und man würde sie wohl in Zukunft, um die alte falsche Auffassung, als wären sie „von der äusseren Eihaut" gebildet, endgültig zu beseitigen, richtiger als Gallertfäden bezeichnen.

Die Keimblasen werden dann durch die die Gallerthülle bildenden und sich in die Uterindrüsen fortsetzenden, jedenfalls

gallertig-zäh zu denkenden Sekretströmchen gleichsam provisorisch mit der Schleimhaut verklebt, bis die epithelialen Ektoblastzöttchen sich entwickeln. Wenn diese die innigere Befestigung der Keimblase an der Uterusschleimhaut übernehmen, ist das ganze Prochorion bis auf Spuren geschwunden.

Entfernt man vor dem Auftreten der Ektodermzöttchen die Keimblasen aus dem Uterus, so reissen in der Regel — es sei denn, dass das Prochorion platzt und auf der Schleimhaut hängen bleibt — die durch Konfluenz die Gallerthülle bildenden Sekretfäden ab, und so entstehen dann die kürzeren oder längeren in Flüssigkeit frei flottierenden oder mit der Gallertschicht der Länge nach verklebten und in diesem Falle mehr oder weniger verwischten und undeutlichen „Zöttchen".

Auch bei anderen Raubtieren scheint, nach den Angaben von Bischoff über den Fuchs, um die Keimblasen ein Prochorion, möglicherweise wie beim Hunde, gebildet zu werden.

Weiter sah Strahl[1]) in den Drüsenschläuchen eines Keimblasen enthaltenden Dachsuterus „eine homogene geronnene Masse, die bisweilen wie ein Pfropf aus den Drüsen heraussehen kann. Die gleiche Masse umgiebt reichlich die Keimblase . . ."

Dass die Keimblasen des Dachses von einer dicken Hülle umschlossen sind, weiss ich aus eigener Erfahrung. Da ich diese Keimblasen aber, ehe ich das Prochorion des Hundes kennen lernte, verschenkt habe, kann ich über dieselben keine weiteren Angaben machen.

Strahl vergleicht die beim Dachse von den Uterindrüsen abgesonderte Substanz mit der Uterinmilch anderer Säugetiere, huldigt also jedenfalls auch der von mir ausgesprochenen Anschauung, dass sie ein Nährmaterial für die Keimblasen bildet.

Eine genauere Untersuchung an geeigneten Entwickelungs-

[1]) Strahl, Untersuchungen über den Bau der Placenta. I. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1889, pag. 203.

stadien des Kaninchens, Fuchses und Dachses müsste sicheren Aufschluss über die vermutete Homologie in der Bildung der Gallerthülle und ihrer „Zotten" mit der des Hundes gewinnen lassen.

Ob und inwieweit man die vielfach schon im Oviduct ausgeschiedenen, an den Keimblasen der Kloakentiere, mancher Beutler, des Maulwurfs und des Pferdes bekannt gewordenen Gallert- oder Eiweisshüllen mit der von mir beim Hunde beschriebenen, hinsichtlich der Art ihrer Bildung und ihrer Funktion, in Parallele setzen darf, soll an dieser Stelle nicht weiter untersucht werden.

Diese Gallertfäden wirken aber nicht allein als Befestigungsmittel, sondern bilden mit der ganzen Gallerthülle, ein Nährmaterial für die Keimblasen, bis deren Ernährung durch die innigere Verbindung mit der Schleimhaut durch die Ektodermzotten in eine neue Phase tritt.

Stets schwindet das Prochorion zuerst über dem Schilde. Von hier aus schreitet seine Auflösung respektive Resorption von Seite der Keimblase peripher weiter; am längsten findet man noch am Gegenpol Reste des Prochorions.

Über den Schilden VII_1 und VII_2 ist, wie die Querschnittserie zeigt, das Prochorion vollständig geschwunden. In der Peripheree des Schildes finden sich aber noch seine Reste in Form von feinkörnigem Gerinnsel oder wolkiger Flocken, die in einiger Entfernung vom Schilde im Bereiche des eben in Bildung begriffenen Ektodermwulstes an Dicke zunehmen und gegenpolwärts noch eine zusammenhängende Schichte bilden.

Sämtliche Keimblasen der Suite VIII liessen schon bei Lupenbetrachtung kleine fleckige, milchglasartig trübe, namentlich auf den Gegenpol und seine Umgebung beschränkte Stellen erkennen, von denen am frischen Präparate nur die durchsichtigen Keimblasenspitzen frei erschienen.

Nach Fixierung und Färbung zeigte eine genauere Untersuchung das Prochorion durchweg in Auflösung begriffen. Am vollkommensten war es im Bereiche der Schilder und ihrer Höfe sowie an den Eispitzen aufgelöst. Beträchtliche Reste findet man dagegen im Bereiche der Gegenpolseite als Grund des oben erwähnten fleckigen Aussehens der äusseren Keimblasenfläche.

Diese scholligen, von scharfen Rissen durchsetzten peripher in wolkige Gerinnsel übergehenden Prochorionreste erinnern im Aussehen an springendes, mürbes und an den Rändern schmelzendes Eis.

An anderen Stellen wieder, Fig. 29 A, sind die eingerissenen Ränder umgeschlagen, wohl ein Zeichen noch immer vorhandener Elasticität.

Gewisse schon früher gelegentlich an anderen jungen Keimblasen gemachte Beobachtungen veranlassten mich zu Doppelfärbungen mit Hämatoxylin-Rubin oder Hämatoxylin-Orange, deren Resultat eine ziemlich intensive rosenrote oder orangegelbe Färbung der Prochorionreste war, die sich in Karmin und Hämatoxylin entweder gar nicht oder doch nur schwach, in Eosin ziemlich intensiv färben.

Von besonderem Interesse erwiesen sich nun die Stellen, an denen das Prochorion eben im Schwinden begriffen war. An den Rändern seiner Schollen fanden sich feine ebenfalls intensiv gefärbte Niederschläge, in deren Bereich auch die Ektodermzellen diffuss gefärbt erschienen, aber selbst bei starker Vergrösserung sonst nichts Auffallendes in ihrer Struktur zeigten. Bei genauerer Untersuchung fielen nun in nächster Nähe der Gerinnsel in den Ektodermzellen die schon bei der Beschreibung des Ektodermwulstes erwähnten Tröpfchen auf. Fig. 29 B.

An Hämatoxylin- oder Karminpräparaten, absolut farblos, nehmen sie bei den oben erwähnten Doppelfärbungen stets die-

selbe Tinktion, wie das Prochorion an und liegen, wie die Kontrolle des Flächenbildes Fig. 29 B durch Querschnittbilder zeigt (Fig. 25) niemals auf, sondern immer in den Ektodermzellen.

Am spärlichsten findet man sie im Ektoderm des hellen Fruchthofes, sehr reichlich dagegen im Ektodermwulst und in der ganzen gürtelförmigen Ektoplacentarzone um den Äquator der spindelförmigen Keimblasen. Stellt man in diesem Gebiete oberflächlich ein, so trifft der Blick zuerst die Riesenzellen und die Kolbenzone. Bei tieferer Einstellung fallen die Prochoriontropfen und bei noch tieferer die Kernzone ins Auge. Nur vereinzelt liegen sie im Ektoderm der Spitzen des spindelförmigen Keimblasen. Scharf begrenzt und namentlich in Rubin intensiv gefärbt, liegen sie im Ektodermwulst ebenfalls stets in der Mittelzone der cylindrischen Zellen, regelloser dagegen in den Riesenzellen. Ihre Grösse schwankt von 1 bis höchstens 2 μ.

Legt nun diese vollkommen übereinstimmende Tinktion der Tröpfchen und des Prochorions schon den Gedanken an einen Zusammenhang beider nahe, so wird derselbe zur Gewissheit einmal dadurch, dass man die Tröpfchen nur zur Zeit der Auflösung des Prochorions und kurze Zeit nach dieser bis zum Auftreten von etwa höchstens 13 Urwirbelpaaren findet. Ferner sind sie niemals an Keimblasen mit noch intaktem Prochorion oder an jüngeren nackten Keimblasen, deren geplatztes Prochorion am Uterus hängen geblieben ist, zu finden.

Ebensowenig findet man Spuren dieser Tröpfchen in der Uterusschleimhaut oder der zwischen Uterusschleimhaut und Keimblase vorhandenen Flüssigkeit. Dagegen findet man sie stets nur zu der Zeit der höchsten Entwickelung der Ektoplacenta kurz vor dem Auftreten der ersten knospenförmigen Epithelzöttchen und diese fällt wieder mit dem Zeitpunkte der vollsten Auflösung des Prochorions zusammen. Sind die Epithelzöttchen deutlich geworden, so findet man, Fig. 27, nur noch

Spuren der an Grösse sehr reduzierten Prochoriontröpfchen und etwas später sind auch diese letzten Reste vollkommen geschwunden.

Das alles zwingt zu der Annahme, dass das Ektoderm der Keimblase sich an der Auflösung des Prochorions in lebhafter Weise beteiligt, dass die Ektodermzellen das geplatzte und in Auflösung begriffene Prochorion als Nahrung verwenden, und dass hierbei wohl als sichtbarer Ausdruck der Verarbeitung des aufgelösten Prochorions in den Zellen vorübergehend die geschilderten Prochoriontröpfchen auftreten.

Die Zellen der Ektoplacenta zeigen dabei vorübergehend mutatis mutandis eine gewisse Ähnlichkeit mit den von Dotterelementen erfüllten Dotterblattzellen der Sauropsiden.

Das Prochorion der Hundekeimblase dient also nicht allein als eine vorübergehende Eihülle und als zeitweiliges Befestigunsmittel der Keimblase an der Uterusschleimhaut, sondern wird schliesslich noch nach Erfüllung dieser Leistungen von der Keimblase als Nahrung verwendet.

Mit seiner Beseitigung und der Entwickelung der Ektodermzöttchen tritt die Keimblase in eine neue Phase der Befestigung und Ernährung.

Solange wir über die chemische und morphologische Zusammensetzung der im graviden Uterus zur Ernährung der Früchte dienenden Flüssigkeit so wenig, wie zur Zeit, wissen empfiehlt es sich, sie mit der von Preyer eingeführten, in chemischer und morphologischer Hinsicht nichts präjudizierenden Bezeichnung Embryotrophe zu belegen.

Ohne hier auf dieses sehr vernachlässigte Kapitel im allgemeinen näher einzutreten, möchte ich nur erwähnen, dass man, wie schon Bischoff richtig bemerkte, in den Keimblasen

des Hundes nur eine krystallhelle Flüssigkeit findet, welche wohl als ein Transsudat der Uterusschleimhaut durch die Gallerthülle und Keimblase betrachtet werden muss. Es erhält die Keimblasen der Raubtiere im Gegensatze zu denen des Schafes und Schweines prall und faltenlos, solange sie nicht verletzt werden.

Hierin und weiter darin, dass der grösste Teil der Keimblasenwand sehr bald durch die früh einsetzende Decidual- und Zottenbildung in inigere Beziehungen zur Uterusschleimhaut tritt, ist wohl der Grund dafür gegeben, dass die Hundekeimblasen zwar den schon beschriebenen Ansatz zur Spindelform machen, aber infolge besserer Ernährung durch die kurz nach diesem Stadium gebildete und sie umkapselnde Decidua aus der Spindelform rasch in die Citronenform übergehen, weil ihre frei im Uterus liegenden und zunächst ausser Berührung mit der Decidua stehenden Spitzen im Wachstum zurückbleiben.

Das vom meroblastischen Eitypus der Monotremen ableitbare wahrscheinlich tertiär dotterarme Ei der holoblastischen Haartiere ist schon in den frühesten Entwickelungsstadien im wesentlichen auf die Nahrungszufuhr von aussen angewiesen.

Da die zarte zuerst einfache Wand der Blastula, und später die doppelte und nach Auftreten des Mesoderms dreifache Wand der Keimblase osmotische Vorgänge begünstigt, wird die Keimblase von aussen und innen her vom Nährmaterial bespült.

Ektoderm und Dotterblatt übernehmen also anfänglich strenggenommen beide die Funktion eines „Trophoblasts" und die Verwendung dieses Namens nur für das Ektoderm allein, wie es Hubrecht thut, ist eine einseitige und wenigstens am Anfange der Entwickelung den Thatsachen nicht entsprechende.

In der Embryotrophe des Hundes finde ich 2—3 Wochen nach der Begattung vor und nach der Auflösung des Prochorions stets mehr oder weniger in Auflösung begriffene, freilich im Vergleiche zur Uterinmilch des Schafes sehr spärliche, Leukocyten.

Es gelingt leicht zu zeigen, dass dieselben aus der Mucosa uteri durch das Oberflächenepithel in das Cavum uteri eingewandert sind. Besonders häufig trifft man sie zwischen den späteren Befestigungsstellen der Keimblasen zur Zeit der Bildung der Chorionzöttchen, Fig. 30. Aber auch da, wo sich die Ektodermzöttchen eben anschicken mit der Schleimhaut engere Verbindungen einzugehen, findet man sie in vereinzelten Exemplaren, Fig. 27.

Die von spärlichem und in Auflösung begriffenen Protoplasma umhüllten Kerne, welche, wie schon bemerkt, den Gallertfäden des Prochorions da und dort vereinzelt äusserlich aufsitzen können, entstammen solchen in der Embryotrophe sich auflösenden Leukocyten.

Strahl hat auch noch in späteren Stadien bei der Hündin und Füchsin, in Vorkommen und Verbreitung individuell sehr schwankend, Leukocyten in dem Drüsenepithel, nicht aber frei, wie ich, im Uteruslumen gefunden.

Interessant ist ferner, dass nach einer weiteren Bemerkung Strahls[1]) in späteren Trächtigkeitsperioden beim Dachse die Uterindrüsen seitlich neben und unter der Placenta in ähnlicher Weise wie beim Schafe mit Leukocyten erfüllt sind, die von den Chorionzotten in Menge aufgenommen werden.

Wissen wir auch zur Stunde über die Bedeutung der aus der Uterusschleimhaut stammenden und in die Embryotrophe der Säugetiere in wechselnden Mengen auswandernden Leukocyten, mit Ausnahme des Schafes, für welches ich ihren Anteil an der Bildung der Uterinmilch sichergestellt habe, so gut wie nichts, so weisen doch die sich mehrenden Angaben über deren

1) H. Strahl, Untersuchungen über den Bau der Placenta. I. Die Anlagerung des Eies an die Uteruswand. Archiv f. Anat. u. Physiol., 1890, pag. 200.

2) Über den Bau der Placenta. III. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Förderung der gesamten Naturwissenschaften zu Marburg. Nr. 2, 1890, pag. 14 und

Vorkommen sicher auf eine wichtige Funktion derselben bei der Bildung der Embryotrophe hin.

Als Kuriosum erwähne ich noch den Fund von vereinzelten vorzüglich erhaltenen Spermatosomen in gefärbten Fetzen der Keimblase VIII_1 an Stellen, wo das Prochorion schon vollkommen aufgelöst war.

In einem Sehfeld fand ich nahe aneinander vier Stück, zwei in Kanten- und einen in Flächenansicht, einer lag schief mit dem Kopfe tief zwischen den kolbenförmigen Enden der Ektodermzellen eingekeilt. Die drei anderen lagen oberflächlicher. Bei zweien waren nicht nur die Geisseln, sondern bei dem in Flächenansicht sichtbaren, war auch die dunkel tingierte Querzone am Hinterrande des Kopfes vollkommen deutlich zu erkennen.

Die vorzügliche Erhaltungszustand weist darauf hin, dass sie zur Zeit der Fixation der Eier noch lebendig gewesen sein und zwischen Prochorion und Blastomeren gelegen die ganze Bildung der Keimblase mitgemacht haben müssen. Bei der von mir selbst mit stets vorher sorgfältig gereinigten Instrumenten und Schälchen vorgenommenen Präparation konnten sie nicht als accessorische Verunreinigung betrachtet werden. Ausserdem war die Hündin in Einzelhaft in verschlossenem Stalle gehalten und seit der letzten Begattung ein männlicher Hund, der zu diesem Zwecke immer erst entliehen werden musste, nicht mehr ins anatomische Institut gekommen. Auch in einem anderen Präparate von der Keimblase VIII_3 fand ich noch ein vereinzeltes ebensogut erhaltenes Spermatosom.

Die Spermatosomen sind also $17\frac{1}{2}$ Tage nach der letzten Begattung zwischen Keimblase und Prochorion im Uterus dieser Hündin erhalten geblieben.

Greifswald, Ende Juli 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Unbefruchtetes Katzenei aus dem uterinen Drittel des Eileiters von einer in Einzelhaft gehaltenen Katze. Behandlung mit 1 % Osmiumsäure und verdünntem Glycerin. V. $\frac{360}{1}$.

R_1 R_2 = ausgestossene Richtungskörperchen oder Polzellen; O = Oolemma.

Fig. 2. Befruchtetes Ei aus dem Eileiter einer Katze $1\frac{1}{2}$ cm vom Ostium uterinum. 1 % Osmiumsäure, verdünntes Glycerin. V. $\frac{360}{1}$.

Im etwas gequollenen Oolemma, auf dem noch vereinzelte Zellen der Corona radiata festsitzen, bemerkt man zahlreiche Spermatosomen, im Eileib die beiden Geschlechtskerne. In der Spalte zwischen Eileib und Oolemma liegen zwei etwas abgeflachte Richtungskörperchen R.

Fig. 3. Katzenei in Furchung aus der Mitte des Eileiters. 1 % Osmiumsäure, verdünntes Glycerin. V. $\frac{360}{1}$.

Innerhalb des Oolemmas bemerkt man neun ungleich grosse mit grossen Dotterelementen erfüllte Blastomeren, deren Kerne nicht sichtbar sind.

Auf dem Oolemma O feinkörnige Gerinnsel, in dem Oolemma Spermatosomen.

Fig. 4. Keimblasen des Hundes vom 14.—17. Tage und 2 Stunden nach der letzten Begattung, sämtliche in natürlicher Grösse.

Die beigesetzten lateinischen Zahlen bezeichnen die Suiten, die arabischen die Nummer der Keimblase in der Suite.

I	Länge, 1,5 mm Breite 1,2 mm	VII_4	Länge 5 mm Breite 3 mm
II	Länge 2,5 mm Breite 1,5 mm	VIII_1	Länge 11 mm Breite $4\frac{1}{2}$ mm
IV	Länge 3 mm Breite 2 mm	VIII_2	Länge 14 mm Breite 5 mm
VII_3	Länge 4 mm Breite 3 mm	VIII_3	Länge 11 mm Breite 4 mm

Fig. 5. Keimblase I_1. V. $\frac{45}{1}$.

Man sieht unter dem Prochorion und seinen „Zotten" den noch nahezu runden Embryonalschild und die Kerne der durchweg aus Ektoderm und Dotterblatt bestehenden Keimblase. Die mit ×× bezeichneten Pole des Prochorion sind glatt, zottenlos. Sublimat. Hämatoxylin.

Fig. 6. Ovale Keimblase IV_3. V. $\frac{20}{1}$.

Die Keimblase ist nackt aus dem zerrissenen Prochorion ausgetreten. Kalottenförmiger, sehr stark konvexer Embryonalschild. 4 % Salpetersäure. Boraxkarmin.

Fig. 7. Querschnitt durch die Mitte des Embryonalschildes III_4, 16 Tage post coit. ult. samt Prochorion. V. $\frac{200}{1}$. Sublimat. Boraxkarmin.

Ec = Ektoderm des Schildes, D = Dotterblatt, O = Oolemma, Z = Zotten der Gallerthülle des Prochorions durch den Schnitt abgekappt.

Fig. 8. Zwei Querschnitte durch die Keimblase III_2. Sublimat. Boraxkarmin. V. $\frac{300}{1}$.

a aus der Gegend des vegetativen Poles, b aus der Nähe des Keimblasenäquators. O = Oolemma, Z = Zotten der Gallertschichte, Ec = Ektoderm, D = Dotterblatt.

Fig. 9. Medianschnitt durch den Schild IV_3. Ohne Prochorion. Chromsäure, Hämatoxylin, Karmin. V. $\frac{240}{1}$. Ec = Ektoderm, D = Dotterblatt.

Fig. 10. Embryonalschild III_1. V. $\frac{120}{1}$. Chromsäure. Hämatoxylin, Karmin.

Fig. 11. Embryonalschild III_2. Chromsäure, Hämatoxylin, Karmin. V. $\frac{120}{1}$.

Fig. 12. Embryonalschild III_3. Sublimat. Boraxkarmin. V. $\frac{120}{1}$.

K = Kerbe.

Fig. 13. Querschnitt durch die im Schild IV_5 befindliche Öffnung. V. $\frac{240}{1}$.

4 % Salpetersäure, Boraxkarmin. C = Kanal, E = Ektoderm, D = Dotterblatt.

Fig. 14. Schild VI_1. Sublimat, Boraxkarmin. V. $\frac{120}{1}$.

Fig. 15. VI_2, Sublimat, Boraxkarmin.

K = Kerbe, vor dieser etwas nach links eine den Schild durchsetzende Öffnung. V. $\frac{120}{1}$.

Fig. 16. Das hintere Ende des Schildes VI_2, V. $\frac{350}{1}$.

Fig. 17. Schild VII_1. Sublimat, Boraxkarmin. V. $\frac{120}{1}$. Erstes Auftreten des Primitivknotens.

Fig. 18. Schild VII_2. Sublimat. Boraxkarmin. V. $\frac{120}{1}$. Primitivknoten, Primitivstreifen, Mesodermsichel.

Fig. 19—23. Embryonalschilde VIII_1 — VIII_5. Sublimat, Boraxkarmin oder Hämatoxylin. V. $\frac{20}{1}$.

Fig. 24. Querschnitt durch die erste Anlage des Ektodermwulstes von Schild VII_2. Nach links bei HF Zellen des hellen Fruchthofes, nach rechts peripherer Rand des Ektodermwulstes.

EW = Ektodermwulst; D = Dotterblatt; Gr = Grenzsaum der Dotterblattzellen, bei * * frei abgekappte, periphere, kolbig verdickte Zellenenden. Apochr. Imm. 2 mm Comp. Ok. 6.

Fig. 25. Schnitt durch den Ektodermwulst von Embryo VIII_2.

Ec = Ektoderm mit hochcylindrischen Zellen, an denen sich deutlich die Kern-, Mittel- und Kolbenzone markiert. In der Mittelzone Prochoriontröpfchen. R = zwei spätere Riesenzellen, die eben aus dem Verbande der übrigen Zellen an die Oberfläche treten. Apochr. Obj. 2 mm C. Ok. 6.

Fig. 26. Ein Stück des Ektodermwulstes von Embryo IX mit acht Urwirbelpaaren im Querschnitt.

Ec = Ektodermwulst mit R = aufliegender zu Grunde gehender Riesenzelle. Ue = Intaktes Uterusepithel. V. ca $\frac{300}{1}$.

Fig. 27. Senkrechter Schnitt durch den Ektodermwulst von Embryo XI mit 13 Urwirbelpaaren im Zusammenhang mit der Uterinschleimhaut.

EZ = solide Ektodermzottenanlage mit Resten von Prochoriontröpfchen; Ud = offene Mündung einer Uterindrüse mit Sekretgerinnsel, in welchem links drei Kerne von aufgelösten Leukocyten. Ue = Uterusepithel; Ec = Ektoderm. Apochr. Imm. 2 mm. C. Okul. 6.

Fig. 28. Ein Stück Prochorion vom Embryo III_3 in Flächenansicht mit der darunter liegenden Keimblasenwand. V. $\frac{350}{1}$.

Man sieht die Sekretfäden der Uterusdrüsen in die scheinbar genetzte Oberfläche der Gallertschichte sich verlieren. Das scheinbare Netzwerk entspricht dem Abdruck der freien Enden des Uterusepithels. Bei tieferer Einstellung erscheinen zuerst die kleineren intensiv gefärbten Ektodermkerne und dann unter ihnen die grossen helleren Kerne des Dotterblattes.

Fig. 29. A: Geplatztes und in Auflösung begriffenes Prochorion vom Gegenpole von VIII_5 von der äusseren Fläche gesehen. Ec = Ektoderm, Pr = Prochorion.

B: Rand des in Auflösung begriffenen Prochorions derselben Keimblase von einer anderen Stelle. Man sieht durch das in Auflösung begriffene Prochorion die Bildung der Prochoriontröpfchen in den Ektodermzellen V. $\frac{300}{1}$.

Fig. 30. Querschnitt durch die zwischen zwei Eikammern gelegene Schleimhaut einer 15 Tage post coitum ult. getöteten Hündin.

Ud = Uterindrüsen mit Sekretfäden in der Lichtung; H = Uterushöhle, in welcher zahlreiche in Auflösung begriffene Leukocyten liegen, ebensolche sieht man auch auf der Passage durch das Uterusepithel und vereinzelt im Bindegewebe der Uterusschleimhaut. 4 % Salpetersäure. Boraxkarmin. V. $\frac{240}{1}$.

